

Série A - N° 1790
N° d'ordre 2656

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR
LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR
Robert QUETEL

1^{re} THÈSE. — Contribution à l'étude de la périodicité
annuelle chez les végétaux. Influence du
forçage sur le métabolisme de l'azote,
des sucres et du phosphore.

2^e THÈSE. — Propositions données par la Faculté.

Soutenues le 4 4 JUIN 1938, devant la Commission d'examen

MM. COMBES.....	Président,
PLANTEFOL.....	Examineurs
MANGENOT.....	

PARIS
LIBRAIRIE GÉNÉRALE DE L'ENSEIGNEMENT

4, RUE DANTE, 4

1938



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41556021_0003

Série A - N° 1790
N° d'ordre 2656

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR
LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR
Robert QUETEL

1^{re} THÈSE. — Contribution à l'étude de la périodicité
annuelle chez les végétaux. Influence du
forçage sur le métabolisme de l'azote,
des sucres et du phosphore.

2^e THÈSE. — Propositions données par la Faculté.

Soutenues le 14 JUIN 1938, devant la Commission d'examen

MM. COMBES.....	<i>Président,</i>
PLANTEFOL.....	) <i>Examineurs.</i>
MANGENOT.....	

PARIS
LIBRAIRIE GÉNÉRALE DE L'ENSEIGNEMENT

4, RUE DANTE, 4

1938

Faculté des Sciences de l'Université de Paris

MM.

Doyen honoraire. M. MOLLIARD.

Doyen...... C. MAURAIN, *Professeur*, Physique du Globe.

<i>Professeurs honoraire</i>	H. LEBESGUE.	FREUNDLER.	VESSIOT.	Ch. FABRY.
	A. FERNBACH	AUGER.	P. PORTIER.	L. BERTRAND.
	Émile PICARD.	BLAISE.	M. MOLLIARD.	WINTREBERT.
	Léon BRILLOUIN.	DANGEARD.	L. LAPICQUE.	DUBOSQ.
	GUILLET.	LESPIEAU.	G. BERTRAND.	BOHN.
	PÉCHARD.	MARCHIS.	ABRAHAM.	

PROFESSEURS

M. CAULLERY. T	Zoologie (Évolution des êtres organisés)	H. BÉGHIN ... T	Mécanique physique et expérimentale.
G. URBAIN ... T	Chimie générale.	FOCH.....	Mécanique expérimentale des fluides.
Émile BOREL ... T	Calcul des probabilités et Physique mathém.	PAUTHENIER ...	Physique (P. C. B.).
Jean PERRIN ... T	Chimie physique.	De BROGLIE ... T	Théories physiques.
E. CARTAN ... T	Géométrie supérieure.	CHRÉTIEN	Optique appliquée.
A. COTTON ... T	Recherches physiques.	P. JOB	Chimie générale.
J. DRACH ... T	Analyse supérieure et Algèbre supérieure.	LABROUSTE	Physique du Globe.
Charles PÉREZ. T	Zoologie.	PRENANT ... T	Anatomie et Histologie comparées.
E. RABAUD ... T	Biologie expérimentale	VILLEY.....	Mécanique physique et expérimentale.
M. GUICHARD ...	Chimie minérale.	COMBES ... T	Physiologie végétale.
Paul MONTEL ... T	Théorie des fonctions et Théorie des transformations.	GARNIER ... T	Mathématiques générales.
L. BLARINGHEM T	Botanique.	PÉRÈS	Mécanique théorique des fluides.
G. JULIA ... T	Mécanique analytique et Mécanique céleste	HACKSPILL.....	Chimie (P. C. B.).
C. MAUGUIN ... T	Minéralogie.	LAUGIER ... T	Physiologie générale.
A. MICHEL-LÉVY. T	Pétrographie.	TOUSSAINT.....	Technique Aéronaut.
H. BÉNARD ... T	Mécanique expérimentale des fluides.	M. CURIE.....	Physique (P. C. B.).
A. DENJOY ... T	Application de l'analyse à la Géométrie.	G. RIBAUD ... T	Hautes températures.
L. LUTAUD ... T	Géographie physique et géologie dynamique.	CHAZY ... T	Mécanique rationnelle
Eugène BLOCH. T	Physique.	GAULT ... T	Chimie (P. C. B.).
G. BRUHAT ... T	Physique.	CROZE	Recherches physiques.
E. DARMOIS ... T	Enseignement de Physique.	DUPONT ... T	Théories chimiques.
A. DEBIERNE. T	Physique Générale et Radioactivité.	LANQUINE ... T	Géologie structurale et géologie appliquée.
A. DUFOUR ... T	Physique (P. C. B.).	VALIRON.....	Mathématiques générales.
L. DUNOYER ...	Optique appliquée.	BARRABÉ.....	Géologie structurale, géologie appliquée.
A. GUILLIERMOND T	Botanique.	MILLOT.....	Biologie animale (P. C. B.).
M. JAVILLIER. T	Chimie biologique.	F. PERRIN.....	Théories physiques.
L. JOLEAUD.....	Paléontologie.	VAVON.....	Chimie organique.
ROBERT-LÉVY. T	Physiologie comparée.	G. DARMOIS.....	Calcul des Probabilités et Physique Mathématique.
F. PICARD.....	Zoologie (Évolution des êtres organisés).	CHATTON ... T	Biologie maritime.
Henri VILLAT. T	Mécanique des fluides et applications.	AUBEL.....	Chimie biologique.
Ch. JACOB ... T	Géologie.	Jacques BOURCART.	Géographie physique et Géologie dynamique.
P. PASCAL ... T	Chimie minérale.	M ^{me} JOLIOT-CURIE	Physique générale et Radioactivité.
M. FRÉCHET ... T	Calcul différentiel et Calcul intégral.	PLANTEFOL ...	Biologie végét. (P.C.B.)
E. ESCLANGON. T	Astronomie.	CABANNES. ...	Enseig. de Physique.
M ^{me} RAMART-LUCAS. T	Chimie organique.	GRASSÉ.....	Biologie animale (P.C.B.).

Secrétaire A. PACAUD.

Secrétaire honoraire... D. TOMBECK.



A mes maîtres

Monsieur M. MOLLIARD

Membre de l'Institut

Doyen honoraire de la Faculté des Sciences

Professeur honoraire à la Sorbonne

Monsieur R. COMBES

Professeur de Physiologie végétale à la Sorbonne

Directeur de la Station Biologique de Fontainebleau

Hommage respectueux et reconnaissant.

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DE LA PÉRIODICITÉ ANNUELLE CHEZ LES VÉGÉTAUX

INFLUENCE DU FORÇAGE SUR LE MÉTABOLISME DE L'AZOTE, DES SUCRES ET DU PHOSPHORE

par M. Robert QUETEL

Ce travail a pour objet l'étude de quelques variations du métabolisme provoquées chez certaines plantes par l'influence des traitements connus sous le nom de « forçage ». Ce terme devra donc tout d'abord être défini, et les différents points de sa définition seront analysés. Je décrirai ensuite les techniques que j'ai employées au cours de mes recherches, et les résultats qu'elles m'ont permis d'obtenir.

On comprend sous le nom de techniques de forçage un ensemble de procédés permettant de provoquer, chez des végétaux à l'état de repos végétatif, une brusque reprise de la croissance, à une époque différente de celle qui leur est fixée par les conditions naturelles de l'habitat et du climat.

Cette définition indique un but, et des moyens pour l'atteindre. Examinons successivement ce but, et ces moyens :

Le but consiste à déclancher chez des végétaux, pendant leur période de repos annuelle, une poussée de croissance accélérée ; autrement dit, il s'agit d'apporter une perturbation profonde aux phénomènes de périodicité de croissance qui caractérisent la plupart des végétaux des climats tempérés.

Chez les végétaux, l'existence et les modalités de la périodicité de croissance découlent d'observations qui font, au seuil de ce tra-

vail, l'objet d'un exposé général. Simultanément, seront décrites les expériences qui ont permis d'introduire des perturbations dans le rythme de la croissance, soit en la réveillant, soit en la raccourcissant ou la prolongeant ; cela, en combinant de diverses manières les actions des agents *naturels*.

Dans une seconde partie, seront étudiés particulièrement les moyens *artificiels* susceptibles de modifier la périodicité de la croissance, et qui supposent la mise en œuvre d'agents mécaniques, physiques, ou chimiques, au cours de la période de repos végétatif.

Tout changement introduit dans le rythme de la croissance implique des transformations dans le métabolisme. L'étude de ces transformations a fait l'objet d'un nombre de travaux relativement restreint : l'analyse qui en sera donnée permettra, je l'espère, de justifier la nécessité des recherches que j'ai entreprises.

Je ferai alors l'exposé de mes propres travaux, qui ont trait à un procédé particulier de forçage : l'éthérisation, et à l'influence de celle-ci sur divers processus chimiques caractéristiques des tissus, tels que l'évolution des substances glucidiques, des éléments des protides et des lipides engagés dans la matière vivante ou dans ses enclaves.

Enfin, je me suis efforcé de dégager des résultats obtenus les conclusions qu'ils comportent, et d'en proposer une interprétation tenant compte des connaissances récemment acquises dans cette partie de la biologie.

Ces recherches ont été poursuivies au Laboratoire de Physiologie végétale de la Sorbonne. C'est une occasion pour moi d'exprimer à M. MOLLIARD, doyen et professeur honoraire à la Faculté des Sciences, mes sentiments très respectueux et ma reconnaissance pour la grande bienveillance avec laquelle il a bien voulu m'admettre dans son laboratoire, et n'a cessé de m'accorder son appui en de nombreuses circonstances.

Je tiens à adresser à M. COMBES, professeur de Physiologie végétale à la Sorbonne, qui me fait aujourd'hui l'honneur d'accepter de présider la soutenance de cette thèse, l'expression de ma profonde gratitude pour les conseils éclairés et vigilants qu'il m'a adressés, et pour la sollicitude avec laquelle, après m'avoir suggéré ce travail, il en a assumé la direction et suivi les progrès.

Au cours de plusieurs séjours à Concarneau, M. R. LEGENDRE a eu la bonté de m'accepter dans son laboratoire, et a guidé mes premiers pas à travers les techniques biologiques; qu'il veuille bien me permettre de lui témoigner mon affectueux attachement.

J'exprime à M. le professeur GUILLAUMIN et à M. MANGUIN toute ma gratitude pour m'avoir permis, durant trois années, de nombreuses cultures dans les serres du Muséum.

MM. CRÉPIN et ECHEVIN à la Sorbonne, M. MICHEL-DURAND à la Station Biologique de Fontainebleau, m'ont toujours encouragé de leur sympathie et n'ont rien négligé pour faciliter mes diverses tâches. Je les en remercie tous trois ainsi que MM. FAMIN, GARNIER, PONTILLON, QUENDIAC, qui ont été pour moi les meilleurs des collègues et des amis.

Je conserve aussi une sincère gratitude aux administrateurs de la Fondation COMMERCY et au Conseil de la Caisse nationale des Sciences pour l'intérêt qu'ils m'ont témoigné en m'accordant à plusieurs reprises des subventions de recherches.

M. LEFEUVRE, horticulteur à Vitry-sur-Seine m'a fourni gracieusement des quantités importantes de Lilas, m'a prêté obligeamment ses serres et son matériel, et m'a fait profiter de sa grande expérience technique. Je lui en exprime mes remerciements tout particuliers.

PREMIÈRE PARTIE

LA PÉRIODICITÉ DE CROISSANCE

CHEZ LES VÉGÉTAUX

CHAPITRE PREMIER

LES RYTHMES DE LA CROISSANCE CHEZ LES VÉGÉTAUX INFÉRIEURS

L'influence du milieu sur la morphogenèse a fait l'objet de nombreux et importants travaux (en France sous l'impulsion de BONNIER, de MOLLIARD et de COMBES) qui ont mis en évidence l'extraordinaire plasticité des formes végétales en relation avec les changements de milieu. L'étude de la dépendance des rythmes de croissance vis-à-vis des facteurs externes s'est heurtée à certaines difficultés expérimentales, surtout en ce qui concerne les plantes ligneuses pour lesquelles les recherches doivent porter sur plusieurs années. Les méthodes de culture sur milieux stérilisés synthétiques sont le plus souvent impraticables.

Au sujet des phénomènes périodiques, le premier problème qui ait retenu l'attention des chercheurs consistait à reconnaître si les rythmes de développement des végétaux constituaient des phénomènes autonomes, héréditaires, inhérents à la structure de l'espèce, ou bien s'ils ne résultaient pas directement de l'action du milieu extérieur. Ces deux thèses, dites de l'« autonomie » et de l'« aitionomie », ont donné lieu à des controverses qui ne présentent plus aujourd'hui qu'un intérêt rétrospectif. Mais, tandis que la thèse de l'autonomie, invoquant à tout propos les « causes internes » comme explication définitive de tous les faits observés, se montrait tout à fait stérile, celle de l'aitionomie au contraire, rapportant les

phénomènes à des modifications de la plante entraînées par le milieu, s'est révélée très féconde, tant par l'orientation qu'elle a donnée aux recherches, que par le nombre et par l'importance de celles-ci. Comme l'affirme l'un de ceux qui prirent part aux débats, GASSNER [68] :

« La périodicité est une propriété des plantes. Là comme ailleurs, ce n'est pas la propriété qui est héritée comme telle, mais seulement la possibilité pour l'organisme de réagir, par la manifestation d'une propriété, à un milieu déterminé. En sorte que nous devons considérer la période de repos comme une donnée dans le jeu des échanges entre les aptitudes héritées par l'organisme (Erbanlagen) et le milieu ».

La périodicité dans le développement peut se rencontrer à tous les degrés de l'échelle végétale. Tout ce qui concerne les êtres inférieurs ne pourra être traité ici que très brièvement.

a) *La périodicité du développement chez les organismes inférieurs.* — D'après MUNK [168], certaines spores de champignons semées sur des solutions de gélose renfermant 2% de glucose se développent d'abord végétativement et passent bientôt à une fructification abondante. Comme l'ensemble des hyphes fructifie en même temps, il apparaît un anneau formé de spores. Les accroissements ultérieurs donnent lieu à de nouveaux anneaux tous concentriques et l'ensemble présente un aspect zoné. KÜSTER [127] a comparé ce phénomène aux précipités de bi-chromate d'argent dits « anneaux de Liesegang » qui se produisent dans de la gélatine bi-chromatée si l'on vient à y déposer une goutte de solution de nitrate d'argent (1). L'analogie d'aspect entre les deux formations a fait conclure que certaines moisissures présentaient, en milieu constant, une périodicité de développement autonome, comparable à celle de précipités de nature chimique. La théorie physique de la formation des anneaux de Liesegang a donné lieu à un grand nombre de travaux et de controverses (2) et n'est pas encore au point à l'heure actuelle. Si l'on n'arrive que si difficilement à comprendre le fait physico-chimique, comment décider de son analogie avec le fait biologique du développement périodique du Champignon ? Sans discuter la

(1) Sur cette question, voir en outre KLEBS [116], LAKON [132] (p. 446), WEBER (Fr.) [233].

(2) Travaux récents par KISCH [109], HUGHES [96], MAY [150].

question, notons que les stries de croissance ne se produisent que dans des conditions de milieu tout à fait spéciales (pauvre en substances nutritives) et que, la plante intervenant continuellement pour modifier le milieu dans lequel elle vit, la constance d'un tel milieu est irréalisable.

b) *Durée de la croissance.* — Pour les Algues et les Champignons, KLEBS [111] a établi que la durée du développement était, tout comme la morphologie, en relation intime avec le milieu. Il a réussi à prolonger la croissance végétative des végétaux inférieurs et à provoquer l'apparition de la reproduction en introduisant à volonté un changement de milieu. (*Chlamydomonas*, *Vaucheria*, Levures, Myxomycètes). Chez *Saprolegnia mixta* [110] l'auteur maintient le développement végétatif pendant dix-huit mois et provoque à volonté la formation d'oogonies, de zoospores, ensemble ou séparément. « Le Champignon réagit à chaque mode de culture avec une facilité et une régularité telles que le but poursuivi peut être atteint presque avec la même sécurité qu'une réaction chimique » (KLEBS [110] p. 141). Résultats que les travaux de MOLLIARD sur *Sterigmatozystis nigra* et autres Champignons ont confirmés et amplifiés dans des proportions considérables. De même, LAKON [130] cultivant *Coprinus plicatilis* dans des conditions restreignant sa transpiration, le maintient six mois en état de croissance végétative. Dans des conditions inverses, la fructification se produit immédiatement.

Les résultats concernant les Mousses et les Fougères sont comparables à ceux que l'on vient d'exposer (KLEBS [111] p. 288).

En résumé, on ne constate chez les plantes inférieures aucun phénomène périodique qui ne soit sous la dépendance étroite du milieu de culture.

Il n'y a pas lieu d'étudier dans ce travail la physiologie de croissance, qui a fait l'objet des travaux classiques de SACHS [201]. Les phénomènes qui s'y rattachent, tels que la croissance embryonnaire, ont été étudiés par KARSTEN [108] les « inductions » par BARANETSKY [7], LAKON [132] a donné de ces travaux un résumé critique.

CHAPITRE II

LA PÉRIODICITÉ ANNUELLE DE CROISSANCE

Sous le rapport de la durée de la vie active, il est classique de distinguer les plantes annuelles, bisannuelles, vivaces, etc... Cette classification repose sur le comportement périodique habituel des plantes observées dans nos régions. Tout comme pour les Cryptogames, on a étudié l'influence du climat par des transplantations ou par des cultures *in vitro* réalisant des climats artificiels modifiables à volonté.

a) *Les plantes annuelles.*

Elles ne présentent pas de repos végétatif ; leur accroissement est continu depuis la germination jusqu'au dépérissement qui survient d'ordinaire après la fructification. Le plus souvent, la durée de la vie active est limitée du printemps à l'automne. Certaines plantes, dont les graines germent immédiatement, peuvent accomplir plusieurs cycles végétatifs par an, et se rapprochent par là des Cryptogames à vie courte. (Ex. : *Senecio vulgaris*).

Cette courte vie des plantes annuelles peut-elle être prolongée, ou bien s'agit-il d'une propriété inhérente à la plante et invariable ?

Dès 1900, KLEBS [112] a montré, par des cultures expérimentales de *Mæhringia trinervia* que des rameaux végétatifs transplantés sur des terres fraîches et bien fumées peuvent longtemps prolonger leur végétation sans toutefois fournir de fleurs.

KLEBS [113] (p. 35-38) a, par la suite, étendu les résultats obtenus à de nombreuses plantes annuelles.

Il cultive en serre *Glechoma hederacea*, *Fragaria lucida*, *Rumex acetosa*, etc., dans des conditions de nutrition favorables, et en pratiquant à une époque déterminée la taille des rameaux (par ex. *Glechoma* croît en serre tout l'été ; dès l'automne, les rameaux sont coupés, en ne laissant que la tige principale.) L'auteur a obtenu,

par ce moyen, une croissance exclusivement végétative sans qu'aucune tendance au repos se soit manifestée de 1900 à 1903.

Les rosettes de *Sempervivum Funkii* qui, normalement, fleurissent au bout de la troisième année de leur développement, puis meurent, ont pu croître pendant dix années de culture, d'une façon purement végétative sans la moindre tendance à la floraison. Celle-ci apparaît dès que l'on change les conditions de vie. Cette expérience tend à vérifier la thèse de son auteur que « Toute modification dans le cours du développement suppose une modification du milieu externe ». (KLEBS [120] p. 399).

D'autre part KLEBS [115], (p. 278-279) rapporte qu'un plan de *Nicotiana Tabacum* (plante annuelle) obtenu à partir de la graine en 1909, a cru, et croît encore sans interruption en 1912. Cependant, d'après KLEBS, cet accroissement végétatif ne saurait être illimité car la structure spécifique de *N. Tabacum* ne permet pas un accroissement indéfini de la tige en épaisseur : les cellules profondes des tissus meurent, et leur décomposition peut engendrer la mort de l'individu tout entier.

Malgré cette restriction, les expériences de KLEBS établissent la propriété pour les plantes considérées de croître végétativement d'une manière illimitée.

Les conditions optimales qui permettent à la plante annuelle une prolongation de la vie végétative, ne sont pas, on le voit, des conditions constantes. Ces conditions sont déterminées pour chaque espèce, par tâtonnements. Il est des cas où, malgré de nombreux essais, la plante conserve obstinément le rythme qu'elle présente dans la nature. Le cas de *Stellaria media*, est de ceux-là. Cette plante présente des possibilités d'adaptation très étendues et se développe, en fait, sous les climats les plus variés. Dans nos régions, elle peut accomplir en une année plusieurs cycles végétatifs et on la voit même poursuivre son évolution normale pendant les hivers particulièrement doux. Cela étant, Mlle HITZER [92] a cherché à prolonger expérimentalement la durée de la période de végétation de *Stellaria media*, en cultivant des boutures de cette plante dans les conditions les plus variées. La plante s'est constamment montrée indifférente à tous les changements de milieu, les individus étudiés se sont développés et ont fleuri à peu près en même temps que les témoins. Du point de vue de son rythme évolutif, *Stellaria media* manifeste donc

une extrême indépendance aux agents externes. On ne saurait toutefois conclure des résultats obtenus jusqu'ici qu'il n'existe aucun moyen de prolonger la durée de croissance de la plante en question.

b) *Transformation des plantes annuelles en plantes bisannuelles.*

Daucus Carota, semée au début du printemps, se comporte comme une plante annuelle. En effectuant des semis en juin, L. DE VILMORIN a obtenu des plantes à racines épaisses qui n'ont fleuri que l'année suivante après avoir passé l'hiver à l'état de repos.

c) *Plantes bisannuelles.*

HILDEBRAND [91] allonge ou raccourcit à volonté la vie des plantes bisannuelles, accélère ou retarde leur croissance végétative, hâte ou inhibe la formation des fleurs. Par des semis précoces de plantes bisannuelles (*Reseda alba*, *Malva sylvestris* etc...) HABERLANDT prolonge la durée de la végétation et obtient ainsi des plantes annuelles. De nombreuses espèces ont été scindées, à la suite d'une culture prolongée, en variétés annuelles et bisannuelles. C'est ainsi qu'une race présentant les caractères des plantes annuelles a été obtenue chez la Betterave par sélection de graines.

L'explication de pareils faits rentre dans le cadre de la génétique. Il semble que la périodicité soit ici sous la dépendance de la race et non plus modifiable par le milieu. Mais le grand nombre de faits expérimentaux fournis par des auteurs tels que KLEBS permet de croire que chacune des deux races de Betterave peut se comporter comme annuelle ou bisannuelle si on la cultive dans un milieu convenablement choisi. Ce milieu sera distinct pour chaque race, et c'est par là qu'elles se différencient physiologiquement.

MUNERATI (O.) [167] est parvenu à raccourcir encore la durée de végétation de la Betterave en effectuant les semis dans une serre où un éclairage nocturne intense complète la lumière du jour. La durée totale de l'évolution des plantes est ainsi tellement raccourcie que l'auteur obtient trois générations dans l'espace d'une seule année. Ces faits montrent jusqu'à quel point certaines espèces peuvent présenter de *plasticité* sous le rapport du rythme végétatif.

Citons encore, à ce propos, le cas de *Ricinus communis* qui, annuel sous nos climats, persiste plusieurs années en Grèce, et devient polycarpique en Afrique ou au Brésil.

d) *Plantes pérennantes.*

Dans nos régions, ces plantes subissent une période de repos, et il a été longtemps admis qu'elles étaient incapables de reprendre leur croissance en automne sous l'action de la chaleur. KLEBS [114] a établi qu'il n'en était rien en cultivant en serre chaude de nombreuses espèces pérennantes pendant tout l'hiver. C'est ainsi que 75% des plantes mises en serre ont subi, au bout de peu de jours, une nouvelle poussée végétative s'étendant depuis l'automne jusqu'à la fin de décembre. Quelques plantes n'ont repris leur croissance qu'en janvier, février ou mars (1). Pour expliquer ces exceptions, KLEBS admet que les plantes réagissent spécifiquement à des conditions de milieu données, et que celles qui peuvent les inciter à une croissance continue doivent être réglées avec soin, non seulement sous le rapport de la température, mais de tous les facteurs externes. De plus, l'inhibition de croissance introduite antérieurement par un milieu vital défavorable peut être profondément implantée. Dans ce cas, on ne peut, d'après l'auteur, trouver le moyen d'abolir la période de repos que par une étude précise des conditions de croissance de chaque espèce.

e) *Influence de l'acclimatation.*

Le changement de climat peut constituer un moyen naturel de modifier le rythme de la végétation. C'est ainsi que KLEBS [114] p. 9, ayant choisi 40 espèces croissant à Heidelberg, les a transportées à Java. Le plus grand nombre de ces plantes (27 espèces), sous le climat régulier de Buitenzorg (ou de Tjibodas à 1.400 m. d'alt.) a été amené à une éclosion immédiate et à une croissance permanente, au moment même où leurs congénères d'Europe se trouvaient à l'état de repos. Parmi ces espèces, quatre d'entre elles n'avaient pas repris leur croissance après leur transport en serre pendant l'hiver. *Solanum tuberosum* donne rapidement lieu à une poussée végétative mais elle se poursuit dans de mauvaises conditions. Or, on sait que, dans nos régions, les pommes de terre ne peuvent pas germer immédiatement, tandis que, d'après VOLKENS [226] les tubercules cultivés au Kilimandjaro peuvent germer dès l'époque de la récolte, sans passer par une période de repos. SCHMID (B.) [205] puis SNELL

(1) *Lysimachia vulgaris*, *Aspidium filix-mas*, *Iris pumila*. Les rhizomes de *Polygonatum* sp. ont conservé l'état de repos.

[207] ont réussi à faire germer nos pommes de terre indigènes dès l'automne, grâce à une aération spéciale et à un séjour à une température déterminée (1). KLEBS ([113], p. 137) rapporte des essais analogues. Il pense que la poussée immédiate des tubercules est liée à leur maturité insuffisante, et conclut que les causes qui entraînent la germination immédiate, même en milieu favorable à la croissance ne naissent que pendant l'« après-maturation ».

Le cas de *Crepis bulbosa* mérite une mention particulière. Cette plante du sud de la France croît jusqu'au début de l'été, puis son appareil végétatif se flétrit en sorte que *Crepis bulbosa* est réduite à un bulbe au cours des fortes chaleurs. Cultivée sur un sol humide et riche, la plante continue de pousser tout l'été, le bulbe étant remplacé par des rhizomes. A Buitenzorg, la croissance s'est trouvée prolongée pendant les mois d'hiver, et le bulbe ne se forme jamais. En outre, par culture en serre avec renouvellement fréquent du sol, KLEBS [116] a amené *Crepis bulbosa* à un état de croissance continu avec formation de rhizomes. Si la plante est transportée sur un sol sableux pauvre, la forme bulbeuse apparaît. KLEBS interprète ces données en relation avec une théorie générale sur laquelle nous aurons l'occasion de revenir par la suite :

« La formation des organes pérennants (les bulbes) survient lorsque, la nutrition minérale se trouvant réduite tandis que l'assimilation se poursuit, les assimilats (inuline chez *Crepis bulbosa*) tendent à s'accumuler ». La concentration de l'inuline augmente dans les bulbes en voie de formation ; leur tendance au repos s'accuse progressivement, en sorte qu'un milieu favorable à la germination des bulbes non mûrs serait inactif pour des bulbes complètement constitués (2).

Poursuivant ses recherches, KLEBS a essayé d'acclimater à Java des plantes pérennantes originaires d'un climat périodique chaud, en l'occurrence des plantes japonaises. Il s'est adressé à des organes hivernants (tubercules, bulbes, rhizomes). Presque tous ces

(1) Voir les expériences de DENNY (F.E.) et MILLER (L.P.) [53] sur les bulbes de *Gladiolus* sp.

(2) L'importance de la nutrition minérale a été établie par GÖBEL [71] chez *Myriophyllum verticillatum*. Il a réussi à provoquer, à tout moment de la période de végétation la constitution de bourgeons de repos, en mettant la plante en état d'inanition minérale.

organes ont présenté, en plein hiver, un réveil de l'activité de croissance qui s'est poursuivie toute l'année dans le jardin alpin de Tjibodas. Le climat tropical convient mieux aux plantes du Japon qu'aux plantes européennes. *Hyacinthus*, en particulier, forme des bulbes qui germent immédiatement, se comportant en cela comme les pommes de terre du Kilimandjaro.

Dans l'ensemble, ces expériences montrent que, même chez les organes hivernants les plus typiques, la période de repos peut être supprimée par l'action d'un climat tropical très uniforme.

Deux plantes bulbeuses seulement ont conservé à Tjibodas une croissance périodique : *Lilium auratum* et *Galtonia candidans*. Sans doute, ces deux espèces ne trouvent-elles pas à Java leurs conditions de croissance optimales. LAKON [132] a rendu compte de ces exceptions en supposant que, chez les organes hivernants typiques, l'action progressive de facteurs de croissance défavorables introduit des « inhibitions » qu'il devient par la suite difficile de supprimer. Il s'agit parfois, non seulement d'instituer des conditions de croissance vraiment optimales, mais encore d'imaginer un procédé d'attaque extérieure qui puisse abolir les inhibitions en présence (1). Ainsi sommes-nous amenés à la notion de *forçage par des procédés artificiels* (cf. p. 59).

(1) Ainsi les bourgeons de repos d'*Hydrocharis Morsus-ranæ* éclosent au début de l'hiver s'ils ont été tranchés longitudinalement. Ils donnent lieu alors à une poussée végétative dès le mois d'octobre ; les deux parties du bourgeon coupé se développent (KLEBS [114], p. 7 et 67). Voir l'analyse des procédés de forçage par traumatisme p. 89.

CHAPITRE III

LA PÉRIODICITÉ DE LA CROISSANCE CHEZ LES VÉGÉTAUX LIGNEUX

Les végétaux ligneux se comportent sous nos climats comme les plantes pérennantes, mais la partie aérienne supporte elle aussi, les basses températures de l'hiver. Les échanges périodiques des arbres du type dicotylé sont rendus particulièrement frappants par la chute des feuilles et par leur renouvellement. Cette alternance de vie active accompagné de croissance et de vie ralentie (à croissance presque nulle) s'imprime sur les troncs de nos arbres sous la forme de zones de croissance. Ces formations annuelles se retrouvent même chez les Conifères, qui tout en ayant des feuilles persistant plusieurs années, ne présentent pas moins dans les régions tempérées une période de repos végétatif suivie au printemps d'une poussée de croissance des rameaux et des nouvelles feuilles (1).

Abstraction faite des Gymnospermes, la flore d'Europe moyenne ne renferme que peu de plantes ligneuses à feuilles persistantes. (Pour l'Allemagne d'après GARCKES, *Ilex aquifolium*, *Buxus sempervirens*, *Hedera Helix*, *Ledum palustre*), KLEBS [114] p. 3). Ce nombre représente environ 2% du nombre des espèces ligneuses croissant dans nos pays.

a) Développement des plantes pendant la période végétative.

Au printemps, pendant la poussée des branches, des bourgeons s'ébauchent, et poursuivent leur différenciation en été. Lorsque le bourgeon est achevé, il est constitué par une ébauche de tige recouverte de petites feuilles réduites à des écailles et serrées les unes contre les autres.

(1) Les mêmes espèces de Conifères, observés sous les tropiques ne présentent pas de zones annuelles de croissance. (HAUG [84], p. 1124).

Il suffirait d'un allongement pour que ces organes déjà formés atteignent leur taille définitive. Ce phénomène ne se produit généralement pas avant le printemps de l'année suivante. Les bourgeons déjà constitués passent par une période de repos, pendant une partie de l'été, l'automne et l'hiver.

Quant à la croissance elle-même, sa durée est variable. Chez un grand nombre de nos plantes ligneuses la croissance se poursuit sans trouble jusqu'au début de l'hiver et ne cesse qu'à l'arrivée des conditions extérieures rigoureuses. On voit même des bourgeons axillaires néoformés entrer immédiatement en croissance.

Chez d'autres espèces on constate un repos de croissance même pendant la période de végétation. Après le développement des feuilles des bourgeons de l'année précédente, se produit une formation de bourgeons de repos : (Chêne, Hêtre, *Æ. Hippocastanum*). KLEBS [118] (p. 97-109) a étudié ces questions à Heidelberg sur 163 genres végétaux (dont quelques-uns étaient représentés par plusieurs espèces. Sous le rapport du rythme de croissance, l'auteur a été amené à distinguer quatre catégories :

1^{re} (53 genres). Le plus grand nombre des pousses croît sans interruption jusqu'à l'automne.

2^e (43 genres). Seules quelques pousses (gourmands et rejets de souche) montrent jusqu'à octobre une croissance ininterrompue.

3^e (50 genres) Quelques pousses présentent encore en juillet et août des phénomènes de croissance et la période de repos générale survient en septembre.

4^e (40 genres). La plupart des bourgeons sont entièrement constitués de mai à juin ; quelques-unes des plantes appartenant à cette catégorie subissent une éclosion de leurs bourgeons pendant la période de végétation et forment par conséquent une deuxième poussée, dite « de la Saint-Jean ». Plusieurs des genres étudiés appartiennent à la fois à plusieurs catégories. Ensemble, les deux premières catégories représentent 96 genres ; plus de la moitié des genres étudiés présente donc des phénomènes de croissance pendant toute la période végétative.

Ces observations ne valent que pour des conditions locales déterminées. Par exemple KLEBS remarque que plusieurs espèces rangées par lui dans les deux dernières catégories appartiennent, d'après les observations de SPÄTH [210] aux deux premiers groupes.

La différence provient sans doute du fait que SPÄTH étudiait des individus jeunes cultivés sur un sol riche.

b) Facteurs modificateurs de la durée de croissance.

KLEBS ([118], p. 105) distingue quatre groupes de facteurs susceptibles d'influer sur les rythmes de croissance des végétaux ligneux.

1^o Age de la plante.

2^o Bouturage.

3^o Effeillage.

1^o Conditions physiques de l'air et du sol. Qualités nutritives de ce dernier.

1^o Age.

KLEBS note que les individus âgés d'*Ailanthus glandulosa* entrent en repos dès juillet tandis que les jeunes exemplaires poussent jusqu'à fin septembre. Les mêmes plantes cultivées en pots ont leur période de croissance prolongée d'octobre à décembre (1). D'après l'auteur, il ne saurait s'agir de différences de propriétés des points végétatifs d'arbres de différents âges. Le rapport des plantes avec le milieu varie avec l'âge. Le système racinaire d'un jeune arbre peut fournir un riche apport d'eau et de sels minéraux à un petit nombre de feuilles et de bourgeons. Ce nombre s'accroissant considérablement avec l'âge, une disharmonie peut alors plus facilement se produire entre les exigences des rameaux et l'apport effectif de matériaux provenant du sol, à la suite de laquelle survient le repos.

2^o Cultures de rameaux détachés de la plante.

Dès 1893, JOST [106] (p. 105) a montré que des rameaux détachés de différentes plantes peuvent voir éclore leurs bourgeons à la fin de l'été et même en hiver. (Ex. : *Quercus pedunculata* le 4 nov. *Syringa vulgaris* le 1^{er} sept. etc...).

BERTHOLD ([11], p. 231) observe le même phénomène chez *Salix* et *Populus* pendant toute l'année, y compris l'hiver.

MOLISCH ([158], p. 4-5) réussit à faire éclore des bourgeons de *Syringa* en juillet et septembre, par trempage des rameaux dans un bain d'eau tiède.

(1) Faits analogues chez *Robinia*, p. 105.

LAKON [131] a étudié expérimentalement l'influence des sels nutritifs :

Les expériences portent sur des rameaux coupés dont la base plonge dans la solution nutritive de KNOP, ou bien sur des plantes en pot arrosées régulièrement avec la même solution. De cette manière ont pu être forcées de nombreuses espèces telles que *Syringa vulgaris*, *Corylus Avellana*, *Carpinus betulus*, etc... Parmi ces espèces, en figurent quelques-unes qui étaient considérées auparavant comme réfractaires au forçage. En outre, les recherches ont été entreprises en octobre et novembre, donc au moment où les plantes se trouvaient le plus réfractaires à une reprise anticipée de la végétation.

L'auteur interprète ces résultats en supposant que les sels nutritifs agissent comme excitants de l'activité fermentaire inhibée en été par l'accumulation trop intense des produits du métabolisme.

KLEBS [118] étudie l'influence de la lumière électrique continue sur l'époque du départ des bourgeons.

Il utilise des enceintes où règne un éclairage électrique continu (600 à 1.000 bougies Hefner) dans lesquelles il place des rameaux détachés en juillet dont la section plonge dans l'eau ou du KNOP dilué. Il observe une accélération très nette de l'éclosion sur 33 espèces végétales dont la plupart appartiennent au 4^e groupe, c'est-à-dire dont la poussée végétative est achevée dès le mois de juin. La même expérience répétée en septembre provoque en quatre semaines la poussée des bourgeons. En octobre, des boutures de *Quercus daimio* et *Q. ballota* ont donné naissance à des inflorescences mâles.

Le cas de *Fagus silvatica* mérite une mention particulière, en raison des insuccès persistants rencontrés par les auteurs qui ont essayé d'abrégier chez cette espèce la période de repos végétatif.

ASKENASY [4] ne constate aucun réveil de la végétation à la fin du mois de mars sur des boutures mises en serre le 12 février.

HOWARD (W.T.) [94] essaye sans aucun résultat, l'action de nombreux facteurs susceptibles de hâter l'éclosion des bourgeons : chaleur, humidité, gelée, dessiccation, exposition aux vapeurs d'éther employés seuls ou combinés diversement.

Ni WEBER [230] par blessure et injection d'eau à la base des bourgeons, ni LAKON [131] par la méthode décrite ci-dessus, n'obtiennent de résultats satisfaisants.

C'est KLEBS [118] (p. 43) qui est parvenu le premier à réaliser l'éclosion de bourgeons sur des rameaux détachés du Hêtre en les soumettant à un éclairage continu. Par exemple, le 9 septembre il place des rameaux dans une enceinte (à 23°) constamment éclairée avec une intensité de 200 bougies. Le 25 septembre, soit 16 jours après, les bourgeons éclatent ; le 28, ils ont développé toutes leurs feuilles.

L'expérience réussit encore mieux si l'on ampute les bourgeons du 1/5^e ou du 1/3 de leur longueur. Des évaluations précises de la croissance, au moyen d'un microscope horizontal ont permis à KLEBS de dégager les faits suivants :

— Sur une culture de rameaux portant des bourgeons sectionnés le 21 novembre et soumis à l'action de l'éclairage continu, on constate que la croissance commence 24 h. après le début de l'expérience et se poursuit sans interruption jusqu'à la première éclosion qui survient au bout de 10 jours. Fin novembre, et au mois de décembre, la croissance reprend plus difficilement qu'en octobre, « en relation avec le repos plus profond des bourgeons ».

D'après l'auteur, la section des bourgeons diminue la compression par les écailles des feuilles embryonnaires et facilite la pénétration de l'oxygène et surtout de la lumière, jusqu'au point végétatif. (Il ne parle pas encore de stimulation par hormone de blessure).

KLEBS a également fait porter ses observations sur des rameaux de Hêtre cultivés en serre à la lumière du jour, ou bien séjournant à l'obscurité. Il en conclut que les bourgeons du Hêtre soumis, soit à l'obscurité, soit à la lumière de la serre, peuvent éclore s'ils ont été exposés préalablement à la lumière électrique. Le seuil d'activité de cet éclairage préalable est d'autant plus bas qu'on se rapproche davantage du printemps. La durée de culture nécessaire pour provoquer l'éclosion des bourgeons diminue suivant la même loi.

Par exemple, dans une enceinte éclairée à 1.000 bougies, la durée d'illumination nécessaire à l'ouverture des bourgeons est de 33 jours pour une expérience commencée le 26 décembre. Elle diminue progressivement et est réduite à 9 jours pour une culture débutant le 7 mars.

KLEBS a analysé séparément l'influence de l'intensité lumineuse et de la durée de l'illumination. Il conclut à l'importance décisive de la quantité de lumière (intensité $\times$ durée) sur le développement

des bourgeons du Hêtre qui expliquerait, d'après lui, pourquoi la lumière de la serre est insuffisante depuis l'automne jusqu'à février.

Retenons de ces recherches le fait que la lumière électrique continue peut provoquer pendant tout le cours de l'hiver l'éclosion des bourgeons du Hêtre.

On peut reprocher à KLEBS d'avoir négligé d'étudier, en tout cas de nous renseigner sur les influences climatiques qui ont pu agir préalablement à ses expériences, en particulier, on ne sait pas si les rameaux étudiés ont subi ou non l'action des gelées avant d'être coupés. (Voir plus loin l'analyse des travaux de R. COMBES.)

Après ces recherches, WEBER [232] a forcé avec succès des rameaux de Hêtre au moyen de l'acétylène. Nous réservons la discussion de ces travaux au chapitre des techniques de forçage.

La plupart des recherches sur le forçage que nous étudierons plus loin ont été conduites sur des rameaux et cela pour des raisons de commodité. Les résultats sont loin d'être toujours concluants : la poussée végétative est trop souvent limitée à un certain gonflement des bourgeons. En été, l'effeuillage des rameaux sectionnés est pratiqué en même temps que leur mise en culture. L'hiver, les expériences nécessitent une élévation de température (serre ; bain chaud), dans d'autres cas un apport de sels nutritifs dans le liquide de culture (LAKON [131]), dans le cas de *Fagus* l'intervention de la lumière artificielle. KLEBS pense que la blessure produite lors de la section peut avoir une influence accélératrice de croissance mais il la croit limitée au voisinage de la section. (Voir plus loin les interprétations d'ensemble).

3° Effeuillage.

Le détachage des feuilles chez les plantes ligneuses provoque une éclosion des bourgeons qui seraient restés en repos pendant l'été. Ces faits ont été étudiés par KNY [122], WILHELM [243], JOST [105], KÜHNS [125].

BERTHOLD [11] a observé, entre le printemps de 1894 et juin 1895 une formation de feuilles continue chez *Aralia Japonica*, à la suite d'effeuillages réitérés (65 nouvelles feuilles formées en 15 mois). L'ablation des feuilles sur un seul rameau peut même conduire à sa néofoliation. JOST [105] (p. 606) fait observer qu'un tel phénomène se produit en général au début de l'été, non plus tard. MOLISCH

[158] remarque un fait analogue concernant l'effeuillage de *Syringa vulgaris*.

Chez *Carpinus betulus*, le procédé n'agit qu'à partir du début de juin.

Cette méthode a été pratiquée par SPÄTH [210] sur une vaste échelle. A un effeuillage effectué le 23 avril, 27 espèces ligneuses réagissent toutes ensemble par néo-foliation. De même fin août. Fin septembre quelques espèces, telles que *Berberis vulgaris*, *Aesculus hippocastanum*, *Syringa vulgaris* ont montré une quatrième poussée foliaire.

Il s'agit souvent d'espèces entrant très tôt en repos pendant la période végétative. On se trouve donc en présence d'une prolongation de la durée de la croissance au delà des limites habituelles. Un tel phénomène est observable dans les conditions naturelles lorsque les feuilles se trouvent détruites par les chenilles ou servent de pâture aux herbivores. On peut y rattacher aussi l'apparition d'une poussée foliaire ou florale qui peut survenir en automne chez beaucoup d'espèces ligneuses à la suite d'une chute de feuilles due à un excès de chaleur sèche de l'été. Le Marronnier d'Inde en est un exemple fréquent. KLEBS a observé ce phénomène à la suite de l'été très chaud de 1911 sur 20 espèces ligneuses dont certaines ont donné lieu, en septembre, à une seconde poussée de feuilles et de fleurs.

KLEBS propose à ces faits l'explication suivante :

L'absence de feuilles restreint énormément l'assimilation. Comme le système racinaire indemne continue d'envoyer à la tige et aux rameaux de l'eau et des sels, ceux-ci affluent vers les bourgeons en plus grande quantité qu'en présence des feuilles. De là résulte l'éclosion. Le même résultat (suppression de l'assimilation) ne peut pas être obtenu par un séjour à l'obscurité, car alors le minimum de lumière nécessaire à la poussée végétative n'est pas réalisé.

4^o Conditions de milieu externe.

Depuis l'invention des serres (xvi^e siècle) on a constaté le fait que certaines plantes ligneuses ne peuvent pas être amenées à croître en plein hiver par l'action de la simple chaleur humide. Les premières recherches effectuées pour préciser cette question sont dues à ASKENASY [4]. Puis JOHANNSEN [104] et d'autres auteurs

ont mis au point les techniques destinées à abrégé artificiellement la période de repos et qui font l'objet d'un chapitre de ce travail.

HOWARD (W.T.) [94] a appliqué dans le même but de nombreuses méthodes à beaucoup d'espèces ligneuses tant européennes qu'asiatiques et nord-américaines. Sur les 234 espèces étudiées, 125 ont pu être amenées à croître immédiatement après leur transport en serre chaude. 98 espèces n'ont subi aucun départ de végétation : il a fallu pour cela les soumettre aux procédés spéciaux auxquels je viens de faire allusion. Enfin, 11 espèces ont opposé une résistance complète à tous les essais. Ce sont notamment : *Fagus silvatica*, *Fraxinus excelsior*, *Quercus* sp. Les nouveaux procédés qui ont vu le jour de 1908 à 1913 ont permis de réduire de plus en plus le nombre des espèces récalcitrantes en particulier chez le Hêtre.

C'est SPÄTH qui, en 1912, a précisé l'importance des conditions de sol et de climat. Dès le mois de juin, il introduit un grand nombre d'arbustes âgés de trois ans, cultivés en pot sur un sol riche, dans une serre chauffée à 35°. Là, les bourgeons complètement constitués de plantes telles que *Crataegus monogyna*, *Ulmus montana*, *Viburnum lantana*, reprennent leur croissance. Un grand nombre d'espèces présentent une croissance continue (l'auteur n'en précise pas la durée). Ce sont par exemple : *Cornus alba*, *Ulmus campestris*, *Celtis orientalis*, *Betula verrucosa*. Plusieurs de ces espèces, *Ulmus*, *Celtis*, *Betula* se trouvent normalement au repos dès le mois de juin, au moins pour la plus grande partie de leurs pousses. Deux espèces *Berberis vulgaris*, *Rhamnus cathartica*, achèvent en serre la constitution de leurs bourgeons pendant le mois de juillet. *Catalpa* présente, après achèvement de la croissance, une nouvelle poussée fin juillet.

Ainsi, au milieu de l'été, dans des conditions de milieu qui paraissent parfaitement favorables, un bon nombre d'espèces passe à l'état de repos (en tout cas les bourgeons terminaux ne montrent plus qu'une infime croissance en longueur). Il suffit d'une élévation de température et d'humidité, d'un sol de culture suffisamment riche pour amener, chez les bourgeons, un état de croissance longtemps persistant. La raison essentielle (KLEBS [118], p. 107) de ces faits serait l'absorption accrue des matériaux du sol. L'assimilation carbonée n'est pas en serre aussi intense qu'à l'air libre. L'élévation de

température amènerait plutôt une démolition partielle des assimilats carbonés, auparavant accumulés à l'excès, cela par augmentation des processus cataboliques (respiration). (Nous aurons l'occasion de revenir plus loin sur les hypothèses générales de KLEBS voir p. 43).

De la même manière, on peut, par culture en serre en automne, provoquer directement un renouveau de croissance chez beaucoup d'espèces ligneuses, même si la diminution progressive de la lumière du jour agit comme facteur d'inhibition au cours de l'hiver. C'est ainsi que de jeunes plants de *Ribes nigrum*, *Magnolia hypoleuca*, *Robinia* sp. croissent en serre jusqu'au mois de janvier. A ce moment, un jeune exemplaire de *Cornus sanguinea* qui n'avait cessé de croître depuis l'été précédent, a été transporté par KLEBS dans une enceinte soumise à un éclairage continu (1.000 bougies) où la croissance s'est poursuivie sans interruption jusqu'en mars, époque à laquelle les entre-nœuds avaient atteint une très grande longueur.

Quant à *Quercus pedunculata*, SPÄTH [210] (p. 60) et LAKON [132] (p. 431) ont noté l'action de l'obscurité comme facteur de la reprise de croissance. KLEBS [120] (p. 377) a réussi à maintenir chez cette espèce une croissance continue pendant un an par des expositions alternées à la lumière et à l'obscurité. Dans la nature, la poussée de printemps ne dure que 3 à 4 semaines (1).

De même, une croissance continue peut être réalisée chez des Conifères (*Podocarpus Mannii*, *Araucaria Bidwillii*) et une Gnétacée, *Gnetum gnemon* (KLEBS [120], p. 388 à 393).

Des expériences analogues ont été entreprises par KLEBS sur des arbres à croissance sympodiale tels que *Ailanthus glandulosa*, *Robinia pseudo-acacia*, *Ficus geocarpa*.

Citons l'exemple d'un jeune *Ailanthus* qui a été étudié à fond. L'auteur réussit à obtenir :

1° Une croissance ininterrompue de trois mois avec le même point végétatif.

2° Une croissance périodiquement faible et intense avec le même point végétatif.

3° Une alternance de croissance et de repos avec conservation du point végétatif.

(1) Tout comme *Fagus*, cette plante peut subir une seconde éclosion d'une partie des bourgeons de repos en juin (poussée de la Saint-Jean).

4° Une alternance identique avec mort du point végétatif.

D'autre part, la plante peut entrer en état de vie ralentie :

a) par diminution progressive de l'assimilation.

b) par épuisement graduel du sol en matières nutritives.

c) par combinaison d'un sol épuisé et d'une lumière forte (été) ou faible (hiver).

Enfin, le même arbre peut entrer en vie active :

a) S'il séjourne dans l'obscurité chaude et humide.

b) Par transport sur une terre riche en sels nutritifs.

c) Par l'action d'un éclairage continu.

Ces résultats permettent d'avoir une idée de la diversité des causes qui sont susceptibles d'influer sur la périodicité chez une plante déterminée. Si l'on considère que les agents mis en œuvre sont différents qualitativement et quantitativement pour chaque espèce on comprendra combien il devient difficile d'élaborer des interprétations d'une portée tant soit peu générale. C'est ce que l'on va voir en comparant les cas déjà étudiés à celui, que j'ai réservé à dessein, de *Fagus silvatica*.

Cette plante, nous l'avons vu (1), est restée longtemps le type de l'espèce paraissant soumise inéluctablement à une période de repos annuelle à peine modifiable par les interventions extérieures. Cette apparente stabilité de l'état de repos a pu constituer le grand argument des partisans d'une périodicité annuelle héréditaire indépendante du milieu. KLEBS [118] a réduit cette thèse à néant en montrant que la périodicité de croissance du Hêtre est, comme celle des autres arbres, sous la dépendance du milieu, mais que ses réactions vis-à-vis de celui-ci sont d'un ordre particulier.

Les expériences, pratiquées sur de jeunes *Fagus* cultivés en pots dans une enceinte soumise à un éclairage continu (de 20.000 bougies-mètre environ) ont montré que les bourgeons de ces arbres peuvent être amenés à éclore à tout moment de la période de repos, en automne et en hiver. Lorsque ce traitement est accompagné d'une bonne nutrition minérale, KLEBS obtient un accroissement absolument continu des points végétatifs, la formation de bourgeons de repos fait totalement défaut.

Cette propriété de croissance continue des points végétatifs

(1) Voir culture de rameaux p. 21.

ne se révèle donc que sous l'influence de certains facteurs externes, en particulier de la lumière. KLEBS en conclut que, dans la nature, la période de repos du *Fagus* doit être attribuée à des conditions de lumière insuffisantes qui inhibent la croissance, même lorsque la température est devenue favorable au réveil de l'activité.

Ces résultats acquis, KLEBS a proposé une théorie des conditions de croissance et de repos chez *Fagus silvatica*. De quelques analyses chimiques, il déduit que l'action de la lumière sur le déclenchement de la poussée végétative n'est pas d'ordre photocatalytique, mais qu'elle contribue à former des substances indispensables à la croissance. En second lieu, l'étude des échanges gazeux des Hêtres cultivés en lumière continue montre que le dégagement du gaz carbonique respiratoire est plus élevé que l'absorption de celui-ci par assimilation, en sorte qu'aucune accumulation des assimilats ne peut se produire dans ces conditions.

L'hypothèse fondamentale de KLEBS consiste à considérer comme déterminant de croissance un rapport défini de concentration entre les assimilats et les sels nutritifs présents dans la plante.

Cela posé, les facteurs qui contraignent au repos une pousse de *Fagus* peuvent être les suivants : (KLEBS [118], p. 68-69).

1° Une quantité de lumière insuffisante malgré une valeur favorable du rapport que nous venons de définir. En effet, les substances « facteurs de croissance » ne peuvent pas se former. Ce cas se produit lorsqu'un Hêtre est transporté en hiver de l'enceinte éclairée électriquement dans une serre ordinaire.

2° Une nutrition minérale insuffisante, les autres conditions étant favorables.

Ce cas survient quand un Hêtre est cultivé longtemps sur un volume de terre restreint.

3° Un apport de sels nutritifs abondant en soi mais relativement insuffisant en face d'une assimilation chlorophyllienne extrêmement intense.

Ce cas est le plus intéressant car il s'applique au comportement normal du Hêtre dans nos régions. Dans la nature, au mois de mai, la croissance s'achève au bout d'un mois environ, en dépit de conditions extérieures apparemment très favorables.

KLEBS considère ce phénomène comme l'effet d'une assimilation trop intense. Les sels nutritifs absorbés par les racines se diri-

gent vers les jeunes feuilles et le cambium en pleine activité, de sorte qu'ils affluent aux divers points végétatifs en quantité insuffisante eu égard à l'abondance de l'assimilation. La valeur du rapport :

$\frac{\text{assimilats}}{\text{sels minéraux}}$ étant défavorable à la croissance, celle-ci s'arrête.

Si cette thèse est exacte, toute diminution de l'assimilation doit avoir pour conséquence une nouvelle poussée de croissance. Chez *Fagus*, la mise à l'obscurité reste sans effet, car elle réalise les conditions du premier cas (lumière insuffisante).

La diminution de l'assimilation peut pourtant être obtenue si l'on expose les plantes à la lumière artificielle continue; nous venons de voir, en effet, que le phénomène respiratoire est, dans ces conditions, assez intense pour prévenir une accumulation des assimilats. D'autre part, les feuilles vieillissent vite, et tombent précocement en lumière continue par suite de leur fonctionnement incessant, en sorte que de grandes quantités de sels nutritifs peuvent, à intervalles rapprochés, affluer aux zones de croissance.

Le rapport que nous invoquons prend donc une valeur favorable et la croissance se poursuit. L'effeuillage pratiqué en été, nous l'avons vu (p. 24) agit de la même manière.

4° Manque d'assimilats, malgré une grande quantité de lumière.

C'est le fait qui survient dans l'enceinte éclairée artificiellement après une culture prolongée. Nous venons de voir, en effet, que la démolition respiratoire des matériaux organiques y est plus forte que leur élaboration par assimilation.

Nous touchons du doigt le point faible de la méthode de KLEBS, qui a été souligné par ses contradicteurs : la croissance des pousses de Hêtre n'est pas absolument illimitée dans ces conditions opératoires (KNIEP [121]).

Cette croissance continue illimitée ne serait possible que si l'on réussissait à élever l'intensité de la lumière électrique juste assez pour que l'édification des assimilats surpassât leur destruction autant qu'il est nécessaire pour assurer la croissance en présence d'un déficit de matières accumulées. Un tel réglage est très délicat, KLEBS n'avait pas les moyens techniques de le réaliser, d'autant plus qu'une répartition homogène de l'éclairement sur toutes les pousses paraît pratiquement impossible.

Dans la suite, KLEBS [120] (p. 374) est parvenu, par des artifices de culture, à maintenir un Hêtre en état de croissance continue pendant huit mois. Il emploie pour cela la lumière continue, de décembre jusqu'au début de mai, date à laquelle l'arbre est taillé de façon à ne laisser qu'une seule pousse dont la croissance s'est poursuivie jusqu'au 4 août, à l'air libre, dans un endroit ensoleillé. De cette manière, tous les sels nutritifs absorbés par les racines affluent au même point végétatif.

Toutes ces interprétations reposent sur l'importance du rapport entre la quantité des assimilats et celle des sels nutritifs présents dans la plante. (Il vaudrait mieux dire : immédiatement disponibles.)

LAKON [133] a cherché confirmation du rôle de ce rapport par des observations sur la périodicité annuelle des arbres à feuilles panachées : *Sambucus nigra* L. et *Acer Negundo* L., la comparaison entre des individus panachés et les représentants normalement verts de la même espèce montre que les premiers passent à l'état de repos beaucoup plus tard que les derniers. Il y a également une différence dans la périodicité des pousses d'un seul et même arbre. Si l'on compare des pousses situées de la même façon sur l'arbre, mais plus ou moins panachées on voit que les pousses les plus vertes entrent en repos beaucoup plus tôt. Une branche portant trois sortes de rameaux (verts à la base, complètement blancs au milieu, panachés au sommet) s'est comportée de la façon suivante :

Les rameaux verts de la base cessent de croître fin août, les rameaux terminaux panachés en septembre, et les rameaux blancs poursuivent leur croissance en automne.

L'auteur conclut que la panachure apporte une modification au rythme saisonnier et a pour effet une prolongation de l'état de vie active. Les rameaux complètement blancs n'achèvent souvent pas leur croissance et sont détruits par les gelées d'hiver.

Ce phénomène serait à attribuer à une diminution dans la production des substances organiques par suite de la réduction des surfaces foliaires susceptibles d'assimiler. La prépondérance des substances organiques sur les sels qui serait nécessaire à l'entrée en repos ne se produit plus ou n'a lieu que plus tardivement.

On peut rapprocher ces résultats de ceux obtenus par SCHELENBERG [202] (p. 121) sur les formations parasitaires désignées

sous le nom de « balais de sorcière » qui reprennent si facilement leur végétation par culture en serre (1).

c) Critiques.

La valeur du rapport des assimilats aux sels nutritifs ne peut être établie que par des analyses chimiques, et les travaux des auteurs n'en font pas mention. D'autre part, n'est-il pas dangereux de faire porter des conclusions sur les quantités de substances effectivement présentes dans la plante ou dans son milieu à un moment donné. On ne peut tenir compte que de l'usage que fait la plante de ces substances, d'où la nécessité de suivre le métabolisme à tous les stades de la végétation.

N'est-il pas déconcertant, d'autre part, que KLEBS n'arrive à supprimer tout rythme de croissance qu'en introduisant artificiellement un rythme dans les conditions extérieures ou en mutilant périodiquement les plantes étudiées. On peut objecter que les résultats obtenus ne concernent que des plantes poussant dans des conditions de vie « anormales ».

Il faut néanmoins faire observer que la taille annuelle de nos arbres ne les empêche pas de se développer dans de bonnes conditions, et n'abrège nullement leur vie.

De plus, le fait que KLEBS ait pu maintenir certaines plantes dans un état de croissance continu pendant dix ans sans que le moindre épuisement organique se soit manifesté prouve suffisamment que le développement en question n'est ni anormal ni « tout à fait pathologique » comme l'ont affirmé quelques auteurs (2).

Ce serait ici le lieu de grouper tous ces résultats et de relater

(1) Il ne m'est pas possible de discuter ici cette question dont le lecteur trouvera un exposé dans LAKON [132]. J'ai également laissé de côté l'étude de la formation des anneaux annuels des troncs d'arbres et de la poussée dite « de la Saint-Jean ». Sur ces questions, voir KLEBS et LAKON (Travaux cités).

(2) On ne conteste pas la valeur des expériences d'A. CARREL et LECOMTE DU NOUY qui maintiennent indéfiniment la prolifération de fragments de tissus animaux en opérant sur eux des transferts de milieu et des sections fréquentes. Il est curieux de constater que au cours des expériences de KLEBS, les tissus des plantes étudiées ne manifestent aucune tendance à perdre leur différenciation physiologique. La morphologie interne doit pourtant changer, mais KLEBS ne donne là-dessus aucune indication.

les hypothèses qui ont été proposées pour rendre compte de l'ensemble des faits observés. Mais il est impossible de laisser de côté le domaine de la vie dans les régions chaudes du globe où le rythme saisonnier diffère profondément de celui que nous venons d'étudier.

Sous ce rapport, il y a lieu de considérer trois sortes d'influences.

1^o L'acclimatation des plantes tempérées dans la zone chaude.

2^o Le climat tropical et sa végétation propre.

3^o Le transport des plantes tropicales en serre soumise à des conditions variables.

CHAPITRE IV

LES RYTHMES DE LA CROISSANCE DANS LES RÉGIONS TROPICALES

A. Acclimatation des végétaux ligneux originaires des climats tempérés dans les régions chaudes.

Le rythme saisonnier des arbres de nos pays acclimatés dans les régions chaudes se modifie à mesure que l'on se dirige vers les basses latitudes, et tend à se rapprocher des types de périodicité caractéristiques de la zone inter-tropicale. En particulier, la durée de la période de repos est progressivement réduite, dans une proportion qui varie d'ailleurs selon les espèces.

C'est ainsi qu'à Madère, beaucoup de plantes conservent une certaine activité de croissance pendant toute l'année. Le Pêcher, par exemple, est à peu près devenu un arbre à feuilles persistantes. Par contre, le Chêne, le Hêtre, le Pommier conservent une longue période de repos. Ils perdent leurs feuilles en automne et ne reprennent leur végétation qu'en mars ou avril (1). Cela, quoique la température moyenne du mois le plus froid (janvier) qui est de 15°4 ne soit pas susceptible par elle-même d'entraver la croissance. Malgré tout, la période de repos du Hêtre n'est que de 149 jours, d'après HERR, c'est-à-dire qu'elle dure 45 jours de moins qu'en Suisse.

Les observations de K. REICHE, portant sur le climat sub-tropical du Chili mettent en évidence des faits analogues. Très souvent on saisit une relation entre la périodicité annuelle qui subsiste sous un climat uniformément chaud, lorsque celui-ci est soumis à une alternance de sécheresse et d'humidité. Ce qui est le cas, par exemple à Ceylan (SCHIMPER [204], p. 267).

C'est à Java qu'ont été faites les observations et les expériences

(1) Il en est de même dans le Sud de l'Italie.

les plus importantes à ce sujet, en particulier à Buitenzorg (climat tropical très régulièrement chaud et humide) et à Tjibodas, station de montagne située à 1.400 m. et plus fraîche et plus humide que Buitenzorg.

A Tjibodas, selon les observations de SCHIMPER [204] (p. 266) les arbres à feuilles caduques des climats tempérés : *Quercus pedunculata*, *Pirus malus* et *P. communis*, *Liriodendron tulipifera*, *Amygdalus communis*, etc., restent toujours verts. Fait caractéristique, leurs bourgeons ne se développent pas en même temps, en sorte que le même individu porte à la fois des pousses à tous les états de développement. Les racines fonctionnent alors toute l'année.

Dans les mêmes conditions de vie *Fagus silvatica*, connu pour la stabilité de son rythme va-t-il se comporter de la même manière ? Deux observations de KLEBS [114] (p. 17 et 18) méritent d'être rapportées :

— Quelques arbres européens ont été plantés vers 1861 au voisinage du sommet d'un volcan éteint de Java : le Pangerango (3.000 m. environ), KLEBS a retrouvé à cet endroit, le 7 novembre 1910, des Hêtres qui présentaient la forme d'arbustes bas et très étalés en partie couverts de jeunes feuilles.

D'autre part, KLEBS a mis en serre dès l'automne, à Tjibodas, quelques jeunes *Fagus silvatica* (var. *atropurpurea*) nouvellement arrivés d'Europe. Au début de janvier, commence l'éclosion des bourgeons, et, le 5 février un grand nombre de rameaux offrent des feuilles développées. Pourtant l'éclosion des bourgeons n'a pas été générale, et KLEBS note que l'arbre en arrive à présenter, à un moment donné, des rameaux portant des feuilles à tous les stades du développement, phénomène qui se rapproche de ceux que nous venons de citer d'après SCHIMPER.

Cette dernière expérience fait partie d'une importante série d'essais de transplantations effectuées par KLEBS.

Il a suivi en octobre-novembre 1910, à Buitenzorg et à Tjibodas le comportement d'un grand nombre de végétaux ligneux de la zone tempérée (région méditerranéenne, Japon, Amérique du Nord). Il a vu un grand nombre de ces plantes subir une poussée végétative à une époque où elles se trouvent au repos dans leur pays d'origine. En plein hiver *Castanea japonica*, *Eriobotrya japonica*, *Buxus* sp., paraissent aussi sains et vigoureux qu'en plein été dans leur habi-

tat normal. Chez certaines espèces on retrouve le phénomène de poussées affectant inégalement les différents rameaux. Cette inégalité se manifeste d'autant plus fortement que le climat tropical paraît moins favorable au développement de la plante étudiée.

Dans l'ensemble les résultats obtenus sur des espèces ligneuses concordent avec ceux qui se rapportent aux plantes herbacées. Toutes les plantes qui peuvent être amenées à croître d'une manière continue sous l'action de la chaleur humide des serres réalisent immédiatement la même croissance lorsqu'elles viennent à être transplantées sous un climat tropical. Une seconde catégorie, celle qui exige l'emploi de techniques spéciales de forçage, n'abandonne son rythme qu'après un long temps de culture à Java. KLEBS classait dans une troisième catégorie un petit nombre de plantes dont il n'arrivait pas, en 1911, à supprimer la périodicité annuelle. Les recherches ultérieures ont montré que le nombre des espèces récalcitrantes est encore plus réduit.

Ces expériences mettent une fois de plus en évidence l'influence des variations de la température et de l'humidité sur les phénomènes de périodicité annuelle. D'autres facteurs fort importants, tels que la lumière et la teneur du sol en sels nutritifs dans les régions chaudes n'ont été que fort peu étudiés dans le sens qui nous occupe.

B. Le rythme végétatif chez les plantes tropicales.

Nous avons vu que, dans les régions tempérées, 2% des arbres sont à feuilles persistantes. Cette proportion augmente lorsque l'on se dirige vers les tropiques.

D'après les travaux de WRIGHT [246] à Ceylan et de KOORDERS [123] à Java, la végétation, dans chacune de ces îles, présente les caractères suivants :

Sous le climat de Ceylan où les conditions de croissance sont plus favorables que dans nos régions, mais où règne cependant une alternance d'humidité (huit mois de pluies) et de sécheresse, sur 650 espèces indigènes, 560 sont toujours vertes, soit 86%.

A Java, où l'humidité ne subit pas de grosses variations, sur 1.200 espèces, 95% sont toujours vertes. Les 65 espèces à feuilles caduques sont localisées dans les basses régions de l'est et du centre de Java, où règne une période d'été sèche. Sous le climat humide

régulier de l'ouest de l'île, ces espèces à feuilles caduques manquent presque complètement.

Est-ce à dire que cette quasi-totalité des espèces à feuilles persistantes soit aussi à croissance continue ? D'après SCHIMPER [204] (p. 262), il n'en est rien, et l'on peut caractériser de la façon suivante le comportement des arbres tropicaux :

1° Dans les régions tropicales régulièrement humides se rencontrent des végétaux ligneux qui perdent leurs feuilles à des intervalles plus ou moins grands (1 à 6 fois par an) sans relation avec les saisons.

2° Les différents individus d'une même espèce, sous les mêmes conditions de milieu se trouvent à des moments quelconques feuillés ou défeuillés.

3° Les rameaux (ou systèmes de rameaux) d'un même arbre se comportent à un moment donné de façon variable. Les uns sont recouverts de feuilles, les autres en sont dépourvus.

4° Dans ces mêmes régions, les arbres à feuilles persistantes sont soumis à une alternance périodique d'activité et de repos tout comme les arbres à feuilles caduques. Le plus souvent on constate des passages non simultanés des divers rameaux du repos à l'activité. (Chaque rameau posséderait « individuellement » sa périodicité propre).

SCHIMPER en conclut que la périodicité annuelle des arbres tropicaux est un phénomène inhérent à l'espèce, héréditaire, dû à des « causes internes » et indépendant du milieu.

VOLKENS [227] s'est livré à un grand nombre d'observations de végétaux cultivés au Jardin botanique de Buitenzorg et a pu préciser utilement certains aspects de la question. Ses conclusions se rapprochent de celles de SCHIMPER. Résumons les observations essentielles.

a) *Croissance continue.*

En dehors des arbres du type monocotylé, VOLKENS [228] ne voit que trois espèces dépourvues de toute périodicité de croissance : *Albizzia moluccana*, *Artocarpus incisa*, *Morinda citrifolia*.

Chez certaines espèces (*Magnolia pterocarpa*, etc...) chaque rameau passe à l'état de repos individuellement, après avoir développé un nombre limité de pousses.

b) Arbres à feuilles persistantes « *sensu stricto* ».

1° Quelques espèces présentent une chute de feuilles partielle qui se poursuit toute l'année.

2° Chez un grand nombre d'arbres de Buitenzorg, la foliation se fait par poussées successives. Mais, avant, pendant, ou après la formation d'une série de feuilles, l'antépénultième série se détache de l'arbre. On observe donc toujours deux séries de poussées foliaires en fonction permanente sur l'arbre.

— A la chute périodique effectuée dans ces conditions, s'adjoint parfois une chute non périodique.

— Un autre groupe de cette même catégorie présente une propriété que l'auteur désigne sous le nom de « nettoyage général » et qui consiste dans une chute de la totalité des feuilles, se produisant à intervalles irréguliers (parfois après plusieurs années).

c) Exemples de transition.

Chez certaines espèces, la formation des nouvelles feuilles est simultanée à la chute des vieilles. Chez d'autres, la chute des feuilles ne commence que la néofoliation achevée. Dans ces deux derniers cas, une seule poussée foliaire fonctionne en permanence sur l'arbre.

d) Arbres à feuilles caduques.

Ils perdent la totalité de leur feuillage avant (ou pendant) qu'ils en constituent un nouveau. La chute des feuilles s'effectue le plus souvent en un temps très court (4 jours à une semaine) mais peut durer jusqu'à 9 mois (*Sindora Sumatrana*). Si la chute des feuilles dure longtemps, le renouvellement foliaire va de pair avec elle.

En tout cas, un dépouillement complet de plus de deux mois n'a été observé par l'auteur que chez *Albizzia Lebbek* et *Odina gummiifera*.

Certaines espèces perdent leurs feuilles deux fois par an, au printemps et à l'automne, chez *Ficus fulva*, les feuilles se renouvellent en totalité tous les 4-5 mois et l'arbre peut être complètement dépouillé 3-5 jours par an. Dans presque tous les cas la périodicité est la règle.

VOLKENS aperçoit donc partout une grande variabilité dans le comportement des arbres tropicaux. Tous les types de renouvellement des feuilles peuvent se trouver réunis dans un espace réduit, où apparemment les conditions extérieures sont les mêmes. On peut

voir à côté l'un de l'autre, deux individus de la même espèce dont l'un est couvert de feuilles et l'autre complètement défeuillé.

VOLKENS conclut de tout ceci qu'il faut attribuer la périodicité à des causes internes, mais il avoue son ignorance à leur sujet.

Les travaux de SIMON (S.V.) [206] amplifient ceux de VOLKENS sans apporter de nouveau point de vue. Il remarque cependant que « dans les régions tropicales considérées, les variations de luminosité et de précipitations sont plus importantes qu'on le croît généralement, mais elles sont tout juste assez importantes pour avoir une influence sur la croissance », cependant il admet que dans beaucoup de cas ces variations suffisent à amener la chute des feuilles ou leur renouvellement. Malgré cela, SIMON soutient que la périodicité est un phénomène inhérent à l'espèce et indépendant du milieu, pour cette raison croit-il, que la plupart des arbres possèdent des « bourgeons limités » (*Begrenzte Knospen*) en sorte qu'une croissance continue est absolument impossible. Cette opinion est complètement erronée puisque nous avons vu, avec KLEBS que même les points végétatifs de *Fagus silvatica* avaient la propriété de croître d'une façon continue.

La question ne pouvait donc être tranchée que par l'expérimentation, et non par la simple observation des végétaux tropicaux. C'est ce qui a été tenté par KLEBS [114] (p. 26 et sqq.) sur les plantes de Buitenzorg. Ses nombreuses mesures de croissance ont montré que non seulement de nombreuses Fougères et Monocotylédones arborescentes, de nombreux arbres dicotylés montrent une croissance ininterrompue, ne variant que par son intensité. Chez d'autres espèces, qui présentent un temps de repos, l'auteur réussit le plus souvent à provoquer de nouvelles poussées au moyen de l'effeuillage. De plus, il cultive de jeunes individus en pots en les maintenant dans des conditions de croissance très favorables mais sur un sol épuisé. Beaucoup de plantes présentent alors une période de repos qui se trouve supprimée si l'on vient à arroser le sol avec des solutions nutritives. L'importance de la teneur du sol en sels nutritifs à ce point de vue a été précisée par LAKON [131] comme nous l'avons vu précédemment. Il s'agit là d'un facteur qui avait été négligé par les anciens auteurs. Ses variations jouent-elles un rôle dans le rythme des arbres tropicaux ? C'est une question qu'il est actuellement

impossible de résoudre, les recherches sur les variations de la composition chimique du sol des pays tropicaux faisant défaut.

Le transport en serre à Heidelberg des plantes de Buitenzorg vient appuyer les hypothèses de KLEBS [114, 115, 119].

C. Culture de plantes tropicales dans une serre soumise à des conditions variables.

KLEBS a cultivé des plantes tropicales dans les conditions les plus variées, en cherchant toujours à découvrir les combinaisons optimales de milieu capables d'amener chaque espèce à un état de croissance continue. Il a choisi, pour l'exposé de ses résultats, cinq cas typiques que nous décrivons brièvement.

Terminalia catappa (Combrétacée) présente à Java deux poussées annuelles et des périodes de repos plus ou moins longues. *Pithecolobium Saman* (Mimosée) ne subit qu'une seule poussée végétative par an, se produisant en peu de temps.

Cultivées en serre, sur un sol riche, ces deux plantes croissent d'une manière continue, même pendant l'époque critique du minimum de lumière (à Heidelberg).

La croissance se poursuit sans trouble tant que la lumière et les sels nutritifs du sol agissent dans un rapport convenable. Le repos survient dès que l'un des deux facteurs se trouve en proportion réduite (obscurité, sol pauvre).

Theobroma cacao (Sterculiacée) représente un cas typique de foliation par poussées successives (deux à Java, cinq à Ceylan). Cultivée en serre à Heidelberg les feuilles se forment régulièrement toute l'année, la croissance de l'arbre est continue. Il en va de même pour *Sterculia macrophylla* qui appartient au même type de croissance.

Albizia stipulata (Légumineuse) à Buitenzorg, subit une période de repos qui dure deux à trois mois. Si la plante est cultivée en serre sur un sol riche, la période de repos disparaît, la croissance devient continue. Selon l'état de la nutrition (lumière, sol) la plante réagit de différentes façons aux conditions externes qui, seules, déterminent l'état de croissance ou de repos.

L'auteur conclut de cet ensemble de recherches :

« Les points végétatifs des arbres tropicaux étudiés peuvent croître d'une façon illimitée. La période de repos qui survient chez

ces plantes dans la nature est sous l'influence des conditions externes.

Dans des conditions de milieu constantes et convenablement distribuées, la lumière et la teneur du sol en sels nutritifs ressortent comme les facteurs décisifs du repos et de la croissance. Par diminution de la quantité de lumière, un apport de solution nutritive supplémentaire peut encore maintenir la croissance, ce qui signifie que la sensibilité du rythme à la lumière peut être régularisée par un apport de sels. Une diminution d'éclairement et un appauvrissement du sol peuvent coopérer pour amener la période de repos ». KLEBS [119] (p. 288). Sur ces bases l'auteur s'efforce d'interpréter le comportement des arbres tropicaux, en invoquant d'hypothétiques variations de la composition chimique du sol, la concurrence des individus et des rameaux d'un même individu entre eux du point de vue nutrition minérale et carbonée. Il pense que « la complète régularité des conditions de vie tropicale est très peu vraisemblable ».

CHAPITRE V

COMPARAISON DES ARBRES [DES RÉGIONS TEMPÉRÉES ET TROPICALES]

Esquisse d'une interprétation physiologique du rythme annuel.

Un très grand nombre d'observations et d'expériences, on vient de le voir, ont été effectuées en vue de mettre en évidence les aspects de la périodicité de croissance au cours de la vie des végétaux et de comprendre les causes profondes de celle-ci.

Les auteurs qui se sont surtout livrés à l'observation : SCHIMPER, PFEFFER, VOLKENS, SIMON, WEBER, KÜHN, ont été surtout frappés par la *diversité* des phénomènes périodiques chez les différentes espèces, et par leur *stabilité* dans des conditions de milieu données. Ils en sont venus à considérer la périodicité annuelle des Gymnospermes et des arbres du type dicotylé comme une propriété spécifique héréditaire, et la période de repos comme une nécessité inhérente à l'espèce.

D'un autre côté se placent les expérimentateurs, KLEBS et LAKON qui, cherchant à mettre en évidence la part qui revient au milieu externe dans la formation des phénomènes périodiques, ont constaté la dépendance profonde où se trouvent les rythmes de la végétation vis-à-vis du monde extérieur. Ces auteurs réussissent, non seulement à transformer ces rythmes, mais même à les supprimer complètement.

De ses propres travaux, KLEBS tire des conclusions absolument opposées à celles des auteurs précédents :

« La périodicité annuelle, succession rythmique de croissance et de repos, n'est pas un phénomène nécessaire, lié à la structure spécifique, et obligatoire en toutes circonstances. Le repos, arrêt temporaire de la croissance, représente une *contrainte*, imposée par l'action d'un ensemble de facteurs externes déterminés. A tout moment, les plantes possèdent la propriété de croître aussi bien

que de rester en repos. Si l'une ou l'autre de ces fonctions se trouve réalisée, ce n'est pas la plante qui en décide elle-même, mais le milieu externe ».

Sous des conditions de climat suffisamment régulières (zone tropicale) le comportement périodique offre une grande diversité, qui peut être attribuée à des différences dans la structure des espèces considérées.

L'influence de la structure spécifique se manifeste par des façons diverses de réagir en face des mêmes facteurs externes. Pour croître ou pour rester en repos, une espèce donnée exige une combinaison de milieu qui lui est propre et qui sera différente pour une autre espèce.

D'autre part, les aspects rythmiques qu'une espèce peut réaliser sous l'influence du milieu sont en nombre limité. C'est la structure spécifique qui impose à la plante les limites à l'intérieur desquelles elle est susceptible de réagir aux facteurs externes.

Cette manière de voir a le grand avantage d'éliminer les explications purement verbales des anciens auteurs qui invoquaient, à propos de ces phénomènes, l'« auto-régulation, l'auto-différenciation des végétaux », etc... qui, comme le dit LAKON [129] (p. 451), « présentent un arrière-goût fortement vitaliste ». D'un autre côté, les travaux considérables qui ont été effectués au cours de ces dernières années, ont montré la grande plasticité de la morphogenèse et du chimisme des végétaux en fonction des variations de milieu. Il est intéressant de constater que cette variabilité s'observe également dans le domaine de la périodicité.

Ces conclusions posées, il reste encore à les étendre en comparant le comportement de nos arbres indigènes à celui des arbres tropicaux. Ce rapprochement a été établi par KLEBS [118] en considérant l'exemple de *Fagus silvatica*.

Dans les conditions naturelles, *Fagus* trouve une combinaison de facteurs externes apte à provoquer chez lui un développement périodique par « saccades ». Or, il est remarquable qu'au cours d'une culture sous illumination artificielle continue, les divers rameaux du Hêtre ne se comportent pas d'une manière uniforme, mais présentent tous les types de passage de la croissance continue à la croissance périodique. Cela, en rapport avec l'orientation des rameaux vis-à-vis de la source lumineuse.

Sur un même individu, KLEBS distingue trois sortes de rameaux :

1^o Les uns présentent une croissance ininterrompue.

2^o D'autres croissent périodiquement mais ne présentent pas de période de repos bien marquée. Les bourgeons de repos typiques ne se constituent pas, ce sont de nouvelles ébauches foliaires qui se déploient dès leur formation, ce qui permet de distinguer sur l'arbre des *séries* de pousses (*Schübe*).

3^o D'autres rameaux enfin donnent naissance à des bourgeons de repos typiques, mais la durée de la vie ralentie est très courte.

Or ces trois types de croissance représentent assez fidèlement ceux que nous avons décrits chez les arbres tropicaux. Par conséquent, KLEBS réussit à obtenir expérimentalement, sur un seul individu, les mêmes types principaux de développement qui se présentent généralement dans la nature chez les arbres indigènes et tropicaux. Ces résultats établissent, une fois de plus, que les aspects particuliers de la poussée et du développement des bourgeons ne sont pas des caractères spécifiques en ce sens qu'ils seraient les seuls possibles pour une espèce donnée.

Conditions de repos et de croissance.

Au cours de leurs nombreuses expériences tendant à modifier le rythme annuel, les auteurs ont été frappés par les difficultés qu'ils ont rencontrées lorsqu'il s'est agi de provoquer l'entrée en vie active à certaines périodes de l'année. Ils ont invoqué des inhibitions internes caractérisant les organes en sommeil, mais sans pouvoir préciser la nature de ces inhibitions. Il y a là un fait important, car la persistance de l'état de repos pendant certains mois d'hiver, en dépit de la mise en œuvre de facteurs généralement favorables à la reprise de la végétation est des plus caractéristiques chez les organes typiquement rythmés.

Un arbre qui va passer à l'état de repos peut être facilement induit à une nouvelle croissance, par exemple sous l'action d'un effeuillage pratiqué en été ou en automne. Mais quand les bourgeons de repos sont complètement constitués, l'état de repos est tellement consolidé que la croissance ne peut plus être provoquée que très difficilement, et souvent par l'emploi des techniques chimiques dont l'étude fera l'objet d'un chapitre particulier (v. p. 93).

Au cours de l'hiver, les « inhibitions » diminuent progressivement et les bourgeons reprennent leur capacité de croissance dès que les plantes sont placées dans des conditions de milieu favorables à l'entrée en vie active (température et humidité).

C'est ainsi que JOHANSEN [104] ayant constaté l'insuccès de ses tentatives de forçage de certains arbres au début de l'hiver, a distingué, dans la période de repos, trois phases.

a) Avant-repos (diminution progressive de la capacité de croissance);

b) Repos vrai (aucune possibilité de reprise de croissance);

c) Après-repos (reprise progressive de la capacité de croissance);

En réalité, ces distinctions n'ont pas de valeur absolue puisque des auteurs tels que KLEBS ont réussi même dans les cas les plus difficiles, à provoquer une reprise de la croissance à n'importe quelle époque de l'année. La notion de repos vrai ne correspond donc qu'à un stade de l'évolution annuelle où les réactions de la plante aux agents capables de la faire entrer en vie active sont le plus difficiles à amorcer.

On voit que les différentes phases du repos ne se distinguent que par l'importance variable des inhibitions en présence. A quoi attribuer cette variation ?

Nous avons été amenés avec KLEBS à supposer une influence décisive aux rapports de concentration des assimilats aux sels nutritifs au sein des tissus végétaux. Dans ces conditions, l'arrêt de la croissance serait dû à un excès d'accumulation de substances organiques au niveau des points végétatifs.

KLEBS [114] a émis l'hypothèse que l'arrêt de la croissance survient dans la nature (bien avant l'arrêt de l'assimilation) lorsque les conditions extérieures deviennent défavorables (température, humidité, déficience de sels nutritifs en face d'une assimilation abondante). La reprise de la croissance devient par la suite de plus en plus difficile à cause de la persistance de l'assimilation dont les produits, accumulés dans toute la plante (1) inhiberaient l'activité des diastases.

(1) KLEBS passe sous silence nombre de travaux consacrés à ces phénomènes, notamment les recherches de LECLERC du SABLON. Il néglige toutes les données d'ordre chimique et ne fait aucune distinction quant à la nature des matières dites « de réserve ».

Cette vue n'a pas été davantage précisée par son auteur. Elle soulève pourtant plusieurs questions :

1^o Le repos serait d'autant plus accusé que les causes qui provoquent l'accumulation agissent plus longtemps. Par conséquent, les arbres dont l'activité assimilatrice se poursuit plus tardivement (la croissance ayant cessé) seraient les plus difficiles à forcer, et le « repos vrai » devrait coïncider avec la période d'accumulation maxima. En est-il ainsi, par exemple chez le Hêtre ?

2^o De quelles matières accumulées s'agit-il exactement ?

Il est peu vraisemblable qu'elles ne jouent pas un rôle qui diffère suivant leur nature.

3^o Les diastases présentent-elles pendant le « repos vrai » une inactivité réelle ?

Nous allons essayer de donner à ces questions les réponses correspondant à l'état actuel de la recherche par une étude des variations du métabolisme végétal au cours de l'évolution annuelle des plantes ligneuses. Nous prendrons pour point de départ la fin de la période végétative.

1^o *Position du repos vrai.*

Au cours de ses recherches sur le Hêtre, R. COMBES [24] (p.520) note que les feuilles de cet arbre commencent à jaunir *au début d'octobre* et que ce jaunissement se poursuit jusqu'à la fin de ce mois.

D'autre part, le tableau fourni par KLEBS [118] (p. 38) indique les durées minima d'illumination nécessaires pour obtenir l'éclosion des bourgeons de Hêtre.

Le 11 septembre, la durée d'illumination est de 10 jours.

Le 27 septembre, la durée d'illumination est de 23 jours.

Le 21 octobre, la durée d'illumination est de 33 jours.

Le 18 novembre, la durée d'illumination est de 37 jours.

Le 25 décembre, la durée d'illumination est de 26 jours.

Le 16 février, la durée d'illumination est de 11 jours.

On voit donc que la période pendant laquelle le réveil de la végétation est obtenu le plus malaisément suit très précisément celle du jaunissement des feuilles.

Cette période correspond-elle à la fois à un maximum d'accumulation des produits du métabolisme et à une inhibition des diastases ?

2^o Accumulation des assimilats.

En 1904, LECLERC DU SABLON [135] a mis en évidence, par des dosages de glucides pratiqués chez *Castanea*, un maximum de réserves hydrocarbonées dans la tige et surtout dans la racine vers le début d'octobre. Quand les feuilles commencent à tomber, les réserves atteignent leur maximum. A partir de ce moment, et pendant la morte-saison, les réserves diminuent. Or, à cette époque la respiration est très peu intense et ne peut être invoquée pour rendre compte de cette diminution. Il faut donc chercher une autre explication.

Ce sont surtout les variations de la teneur des organes en amidon qui ont été étudiées par FISCHER [64], SWARBRICK [213], TRAUB [217] (1). Un nouveau travail, qui confirme et amplifie les précédents, a été publié par ISHIBE (O.) [98]. Il a étudié cinq espèces (*Populus*., *Robinia*... *Castanea*...) croissant à Kyoto, à l'aide de méthodes microchimiques destinées à mettre en évidence l'amidon et les graisses dans les différents tissus.

Pour les trois espèces à feuilles caduques qui font l'objet de cette étude, les variations de l'amidon au cours de l'année sont sensiblement les mêmes (2).

Chez *Castanea pubinervis*, par exemple, la courbe de l'amidon relative aux parties aériennes présente un maximum quand les feuilles sont en train de tomber, ou un peu avant (3).

Quant aux racines, leur teneur en amidon présente, pendant la chute des feuilles, un maximum, qui se maintient pendant toute la période de repos (d'octobre à avril). Cet enrichissement en hydrocarbones s'explique par les recherches de R. COMBES qui a constaté à maintes reprises une évacuation partielle du contenu glucidique des feuilles jaunissantes vers les organes vivaces. A la suite des migrations normales, simultanées à l'assimilation chlorophyllienne, l'arrivée des produits évacués par les feuilles vient enrichir en subs-

(1) Ces deux derniers auteurs se sont adressés au Pommier.

(2) Il faudrait faire ici une comparaison avec ce que l'on observe chez le Hêtre. Je n'ai malheureusement rencontré aucune donnée expérimentale relative à cette plante.

(3) D'après MER et d'ARBAUMONT (cités par L. DU SABLON) l'amidon, très abondant au commencement de l'automne, disparaît peu à peu, et arrive en général à manquer complètement vers le mois de décembre.

tances d'accumulation les organes pérennants qui en renfermaient déjà.

Pour ce qui est des graisses (qu'ISHIBE met en évidence dans les tissus par leur réaction au Soudan III), leurs variations sont les suivantes :

Le contenu en graisses commence à s'accroître dès le mois de juillet ; cette augmentation se poursuit pour atteindre un maximum qui dure de janvier à mars (dans les branches et le tronc).

Les racines ne renferment qu'une petite quantité de graisses qui ne montre pas de variations notables.

La teneur en graisse ne s'accroît pas pendant la période de disparition de l'amidon en décembre, et, d'une façon générale, ses variations semblent être indépendantes de celles de l'amidon.

Dans la mesure où ces résultats méritent créance (les méthodes microchimiques employées par ISHIBE n'étant pas à l'abri de toute critique) on peut conclure de ces recherches :

Il y a bien chez les espèces ligneuses à feuilles caduques une accumulation maxima de polysaccharides au moment du « repos vrai ». Il y a également une accumulation de graisses dont le maximum se produit plus tardivement et ne coïncide donc pas avec le « repos vrai ».

Restent à étudier les protides, dont le métabolisme a fait l'objet de recherches dues à R. COMBES [22]. Les premiers travaux de cet auteur ont fait connaître les mouvements que subit l'ensemble des substances azotées chez le Hêtre jeune, au cours de plus d'une année de végétation, et ont précisé les divers changements de sens et d'intensité de ces mouvements. Les études ultérieures ont eu pour objet de mettre en évidence le mécanisme biochimique de ces mouvements.

De tous les résultats obtenus par R. COMBES, retenons pour le moment ceux qui se rapportent à la période de repos chez le Hêtre jeune.

« Au cours du jaunissement des feuilles (entre le 27 octobre et le 11 novembre) la moitié environ de l'azote contenu dans l'appareil foliaire émigre vers la tige et la racine où il s'accumule et demeure pendant toute la durée de l'hiver ». Il s'agirait de corps azotés non vivants, accumulés dans le protoplasma, le noyau, les plastes ou les vacuoles.

Pendant l'hiver, de novembre à avril, la tige et la racine des

jeunes Hêtres contiennent plus de substances azotées qu'à aucun autre moment de l'année, et c'est la tige qui apparaît comme jouant un rôle prépondérant dans l'accumulation de ces substances.

D'autre part R. COMBES et M. PINEY [27] ont précisé le mécanisme biochimique des migrations d'azote au cours de l'année chez la même plante.

Leurs conclusions sont les suivantes :

Avant la chute des feuilles, au milieu de novembre, l'azote, l'azote protéique en particulier, diminue notablement dans tous les organes. Cet azote serait évacué à l'extérieur par les racines « La protéogenèse intense dont les organes vivaces sont le siège au cours des trois mois précédents s'arrêterait donc dès le début de novembre, et il s'établirait alors brusquement, dans la tige et la racine, une activité protéolytique comparable à celle qui existe déjà dans les feuilles.

Dans la suite, à la fin de novembre et en décembre, les jeunes arbres, alors privés de leurs feuilles, reprennent activement l'azote au sol ; l'accumulation a lieu dans la tige, le gain portant en grande partie sur l'azote protéique ; une protéogenèse active a donc repris » elle utilise l'azote soluble à mesure qu'il arrive.

Ces résultats nous éclairent sur l'activité de la plante au cours de la période dite « de repos ». Si nous supposons que les jeunes Hêtres forcés par KLEBS présentent le même comportement végétatif que les individus de la même espèce étudiés par COMBES, le tableau de la p. 47 nous autorise à conclure :

Lorsque KLEBS soumet les jeunes arbres à l'éclairage continu à partir du 21 octobre il s'adresse à des organes vivaces encore en état de protéogenèse tandis que les feuilles perdent de l'azote protéique.

Or la durée d'illumination nécessaire à l'éclosion des bourgeons est déjà longue : 33 jours.

Si maintenant KLEBS commence l'expérience le 18 novembre, il surprend les jeunes arbres en période d'activité protéolytique et d'évacuation d'azote.

A ce moment la durée d'illumination qui permet d'obtenir le départ de la végétation est de 37 jours.

En poursuivant la comparaison, on constaterait la même absence de parallélisme entre les phénomènes observés par KLEBS

et les résultats biochimiques obtenus par COMBES. L'étude des hydrates de carbone nous a bien apporté un fait intéressant, mais comme elle ne porte pas sur *Fagus*, toute comparaison précise et rapprochement de dates est actuellement impossible.

Seul, PERETOLTCHIN [179], en 1904, pense avoir démontré que la succession des phases du repos est sous la dépendance immédiate des migrations des réserves, que, en particulier, chaque phase correspond à un moment bien défini dans le cours des transformations de l'amidon. Chez *Quercus*, par exemple, la période de migration de l'amidon des feuilles vers la tige (maximum d'amidon) correspondrait au repos le plus accusé, tandis que la transformation de l'amidon en lipides indiquerait une certaine possibilité de reprise de croissance ; chez *Fraxinus excelsior*, le maximum d'amidon aurait lieu à l'« avant-repos » (*Vorruhe* de JOHANNSEN), le début de transformation de l'amidon en lipides correspondrait au « repos vrai » (*Mittelruhe*), les transformations ultérieures se produiraient pendant « l'après-repos » (*Nachruhe*).

On conçoit qu'il soit difficile de tirer des conclusions fermes d'un pareil travail, dont les résultats attendent encore leur confirmation. Il y a là un problème dont la solution pourrait consister, par exemple, dans l'étude biochimique de jeunes arbres qui effectueraient leur développement dans les conditions expérimentales décrites par KLEBS.

3° L'activité diastasique pendant la période de repos.

Nous avons vu que, d'après KLEBS, la fin de la croissance coïncide avec l'inhibition de l'activité diastasique engendrée dans les tissus par l'accumulation des assimilats. Cette hypothèse s'appuie sur le fait qu'*in vitro* les diastases cessent d'agir lorsque s'accumulent les produits auxquels elles ont donné naissance. Dans les tissus végétaux, des produits polymérisés tels que l'amidon se constituent dès que la concentration des sucres est suffisante pour entraver l'activité des enzymes susceptibles de les dédoubler. Cela suppose qu'au moment considéré, les conditions respiratoires ne sont plus assez favorables pour entraîner la combustion des assimilats alors que les conditions d'assimilation sont suffisantes pour favoriser l'accumulation de ces mêmes produits.

L'activité diastasique des tissus au cours de la période de repos a fait l'objet d'une étude expérimentale d'HOWARD (W.L.) [95]

portant sur les oxydases, les glucidases, les ferments protéolytiques et lipolytiques de diverses espèces ligneuses. Les résultats obtenus par l'auteur le conduisent à confirmer dans leur ensemble les idées de KLEBS :

La période de repos est introduite par une inhibition des enzymes due à l'accumulation des produits de leur activité.

C'est la phase précoce du repos, qui survient vers le milieu ou la fin de l'été. Par la suite, les glucides poursuivent leur accumulation et l'inhibition des enzymes est renforcée par le refroidissement de la température. Ces deux facteurs combinent leur action pour créer l'état de « repos vrai ». Cependant, par le fait que chez les végétaux ligneux, les processus chimiques ne sont jamais totalement suspendus, la respiration se poursuit, de même qu'une faible activité des ferments. Par là, l'excès d'accumulation des glucides se trouve progressivement réduit. Vers la fin de cette période survient l'« après-repos » au cours duquel les enzymes ont recouvré une notable activité. La croissance peut alors reprendre dès que le milieu est favorable.

On voit que HOWARD admet lui aussi qu'une inhibition des ferments puisse survenir au début du repos, mais cette inhibition n'est jamais complète. Il semble bien qu'il en soit ainsi, MAUSKAJA et SCHILINA [148] ayant mis en évidence, dans le bois, l'écorce et les bourgeons de *Cornus mas*, *Prunus avium*, *Syringa vulgaris*, la présence d'une catalase et d'une amylase actives pendant toute la durée du repos. De même APPLEMAN [2] a constaté chez la Pomme de terre l'existence d'amylase et d'invertase à toutes les phases du repos. WEBER [241] exagérant la portée de ces dernières constatations, les a utilisées pour combattre l'hypothèse de KLEBS.

Si bien conduit qu'ait été le travail de HOWARD, son étude soulève des objections, tant d'ordre technique que d'ordre biologique.

En effet, les méthodes employées pour évaluer le pouvoir diastasique d'un tissu consistent à en extraire un « jus de presse » dont on essaye l'action sur une substance à transformer. Si la substance reste intacte, on en conclut à l'absence de la diastase correspondante. Dans le cas contraire, l'activité fermentaire se déduit de la vitesse des transformations observées. Ce procédé présente de graves inconvénients :

1° Le jus de presse renferme un mélange de nombreux produits cellulaires dont certains sont susceptibles d'entraver les hydrolyses

in vitro, tandis que, dans le tissu vivant, l'activité fermentaire est susceptible de s'exercer à l'abri des actions nocives. Un résultat expérimental négatif n'autorise donc aucune conclusion.

2^o Dans les tissus vivants, des diastases actives peuvent se trouver isolées dans des territoires éloignés des produits qu'elles pourraient attaquer. La préparation du jus de presse libre les ferments des cellules et leur permet d'exercer leur activité.

Un résultat expérimental positif ne permet donc pas non plus de conclure avec sécurité.

Malgré ces réserves, il semble que de fortes probabilités subsistent en faveur de l'exactitude des résultats de HOWARD. Examinons maintenant les objections d'ordre *physiologique* qui ont été opposées aux conclusions de cet auteur :

Si les plantes ligneuses sont portées en serre dès l'automne, les réserves devraient être oxydées assez rapidement à la suite d'une respiration accrue par la chaleur humide ; les diastases devraient ainsi reprendre leur activité et donner lieu au réveil de la croissance. Or les expériences de plusieurs auteurs montrent que les choses se passent tout autrement. Comme nous aurons l'occasion de revenir sur cette question, rappelons simplement les observations de WEBER [233]. De jeunes individus de *Fraxinus* et de *Tilia* maintenus en serre depuis l'automne 1915 n'ont repris l'état de vie active qu'après une période de 15 mois. Faut-il en conclure, qu'en dépit du milieu chaud et humide, la respiration n'a oxydé que très lentement l'excès des matières accumulées ? WEBER a établi qu'il en était bien ainsi, à la suite de recherches de micro-chimie.

Il a constaté qu'au moment de l'éclosion des bourgeons des plantes en serre depuis 15 mois, ces organes renfermaient les mêmes quantités de graisses que les bourgeons des témoins cultivés à l'air libre, au mois de janvier. Il en est de même des autres parties de la plante, qui sont aussi riches en amidon et en lipides que les témoins en janvier.

Ces déterminations paraissent insuffisantes pour démontrer que la reprise de la vie active ne se fait pas dans tous les cas après la consommation d'une partie des réserves. Elles établissent que la respiration des tissus n'est pas accrue par les conditions de la serre au point d'oxyder rapidement les substances accumulées. Il est probable que, chez les plantes mises en serre dès l'automne, les phé-

nomènes respiratoires doivent présenter une intensité assez faible, voisine de celle qui caractérise les plantes normales pendant l'hiver.

Quelque facteur, négligé par HOWARD, doit donc intervenir pour déclencher cette combustion des réserves, ces activités fermentaires, qui paraissent à tout le moins des conditions importantes du réveil de la végétation.

Voyons maintenant quels sont les phénomènes chimiques qui caractérisent la reprise de la croissance dans les conditions normales.

Réveil de la végétation.

1^o *Etat des glucides.*

LECLERC DU SABLON [135] note une forte diminution de l'amidon pendant l'hiver, tandis que l'ensemble des polyoses diminue très peu. « La plus grande partie de l'amidon qui disparaît semble être transformée en cellulose de réserve ».

D'après ISHIBE [98], la teneur en amidon des parties aériennes passe par un minimum en janvier-février, puis par un maximum secondaire au moment précédant immédiatement l'ouverture des bourgeons. Les polyoses de la racine suivent la même variation, avec un minimum très accentué au printemps, pendant la poussée végétative. Dans la partie souterraine du tronc et la région proximale de la racine se produit une légère chute hivernale de l'amidon, suivie d'une régénération au début du printemps.

La courbe de l'amidon pour la tige et la racine de *Quercus* présente les mêmes phases, mais le maximum printanier des tiges est plus élevé que celui de la fin de l'automne.

« Au printemps, le rapide développement des jeunes pousses alors que l'assimilation est encore faible détermine une grande diminution des réserves, qui passent par un minimum vers le mois de mai. Puis, l'assimilation se ralentissant, les réserves augmentent jusqu'en octobre où elles atteignent leur maximum » (LECLERC DU SABLON [136], p. 95).

2^o *Etat des lipides.*

Comme nous l'avons vu, la quantité de graisses, qui est maxima de janvier à mars dans les parties aériennes, commence à disparaître au printemps, au moment du réveil de la croissance. Cette diminution est surtout marquée dans les rameaux, elle l'est moins dans les

branches, moins encore dans le tronc. Le minimum est atteint en juillet, l'accumulation reprend en plein été, particulièrement chez les bourgeons et les pousses de l'année (ISHIBE [98], p. 51).

3^o *Etat des protides.*

Reprenons ici les travaux de R. COMBES sur *Fagus*. En février débute dans la tige et dans la racine une protéolyse qui se poursuit au cours du mois de mars.

« Dès l'ouverture des bourgeons, en avril, le rapport de l'azote protéique à l'azote soluble augmente brusquement dans tous les organes, et l'augmentation continue jusqu'en juin ».

En avril, de petites quantités de substances azotées sont absorbées dans le sol, et une part importante des matériaux azotés passe des organes vivaces dans les feuilles en voie de croissance.

« En juin, on constate une baisse de l'azote total dans tous les organes. Elle doit être attribuée à ce que la photosynthèse, alors en pleine activité, enrichit rapidement les tissus en glucides ».

Pendant ce mois, ainsi qu'en juillet, la protéogenèse l'emporte sur la protéolyse, dans la feuille et dans la tige.

4^o *Etat de l'activité diastasique.*

Il est hors de doute que la reprise de l'activité végétative correspond à des réactions chimiques intenses nécessitant une grande activité fermentaire. D'après le travail de HOWARD [95] cité plus haut, la reprise de l'activité des diastases débute à la fin du « repos vrai » et devient considérable dès l'« après-repos » ; elle offre donc des indications assez justes sur les possibilités de la reprise de croissance d'une plante à un moment donné de son repos hivernal. De là, on peut conclure, comme le fait R. COMBES [21] :

« En général, il y a formation active des diastases pendant toute la période de la vie des cellules correspondant à la croissance, et il existe un rapport direct entre le pouvoir diastasique des cellules et leur pouvoir d'accroissement. Le fait a été nettement constaté dans le cas de graines en germination, dans le développement de Mucédinées et de Levures ».

En résumé, l'éclosion des bourgeons correspond aux phénomènes suivants :

1^o Un maximum secondaire de l'amidon dans les parties aériennes, tandis que les réserves hydro-carbonées totales sont consommées, et passent par leur minimum (en mai).

2° Les graisses subissent une forte décroissance, surtout dans les rameaux.

3° Une part importante des matériaux azotés contenus dans les organes vivaces passe dans les feuilles en voie de croissance. Dans ces organes se manifeste une protéogenèse intense qui utilise activement l'azote venant des organes pérennants. Dans la tige et dans la racine, la protéolyse commencée en février se poursuit pendant l'épanouissement des feuilles.

4° Une grande activité fermentaire se manifeste dans les rameaux et dans les bourgeons.

Comme conclusion à ce chapitre nous pouvons reprendre les remarques formulées par R. COMBES [25] il y a quelques mois :

« Lorsque la matière végétale est approvisionnée en matière et en énergie de telle manière que, du point de vue biologique, cet approvisionnement puisse être considéré comme correspondant qualitativement et quantitativement à l'optimum... l'activité physico-chimique de la substance vivante aboutit à transformer la presque totalité de la matière et de l'énergie qui lui parviennent en un complexe vivant identique à elle même ; il en résulte la croissance rapide des territoires cellulaires vivants qui déclanche des phénomènes de multiplication cellulaire se succédant à un rythme rapide ; lorsque l'approvisionnement en matière et en énergie est moins parfait, ou lorsque pour d'autres causes, les conditions de vie sont moins bonnes, l'activité physico-chimique de la matière végétale ne parvient plus à élaborer qu'une faible quantité de substance vivante ou même n'en produit plus du tout ; la plus grande part ou la totalité de l'activité physico-chimique aboutit alors à la production de matériaux inertes dont la nature varie suivant les conditions de l'approvisionnement et les autres conditions de vie ; il y a orientation du chimisme cellulaire vers la production active d'un ou de plusieurs corps inertes déterminés, lipide, sucre, amidon, etc... et accumulation dans la cellule de la substance élaborée, cette accumulation pouvant être définitive ou temporaire ».

Tel est, en résumé, l'essentiel de nos connaissances sur la biochimie du développement des arbres de nos climats. Que se passe-t-il de ce point de vue, si l'on vient à transporter ces végétaux dans une serre chaude et humide ?

Données biochimiques relatives au développement des plantes en milieu chaud et humide.

Nous allons faire appel une fois de plus aux travaux de R. COMBES [24] sur *Fagus*. Ils portent sur le métabolisme des substances azotées chez de jeunes Hêtres développés en serre.

L'année de l'expérience, le jaunissement des feuilles chez les témoins laissés en plein air a commencé le 18 octobre ; le 20 décembre, presque toutes les feuilles étaient tombées après avoir bruni. En serre, c'est seulement dans les premiers jours d'avril que les feuilles développées sur les plantes de serre chaude plus d'un an auparavant se mirent à tomber. Elles avaient donc vécu *treize* mois, tandis que les feuilles des plantes laissées en plein air n'avaient duré que *sept* mois.

L'étude biochimique des Hêtres ainsi cultivés en serre a fourni les résultats suivants [26] :

« Le milieu chaud et humide modifie complètement le rythme existant normalement dans l'alternance de prédominance de la protéogenèse et de prédominance de la protéolyse. Il accélère considérablement ce rythme.

Chez les plantes vivant normalement en plein air, une seule fois dans l'année les phénomènes de protéogenèse prennent sur ceux de protéolyse une prépondérance assez accusée pour vider presque complètement les tissus de leurs substances azotées à petites molécules ; chez les plantes vivant en atmosphère chaude et humide, le fait se reproduit chaque année à quatre reprises successives échelonnées de la fin avril au début de novembre.

Ce changement de rythme dans le métabolisme des substances azotées est corrélatif d'un changement de rythme dans une partie de l'évolution morphologique des individus, dans l'éclosion des bourgeons, phénomène où précisément l'élaboration de la matière organique azotée, en particulier la protéogenèse, joue un rôle essentiel ; chez les plantes vivant à l'air libre, l'éclosion des bourgeons se fait en une seule fois, au printemps, et se trouve terminée en quelques jours ; chez celles que l'on maintient en milieu chaud et humide, la période des bourgeons s'étend à plusieurs mois ».

DEUXIÈME PARTIE

TECHNIQUES DE FORÇAGE

Préliminaires.

Caractères des techniques de forçage.

Dans la première partie de ce travail, j'ai passé en revue les connaissances acquises sur l'existence et les particularités du rythme de croissance chez les végétaux. Nous avons vu comment ce rythme pouvait être modifié en fonction des variations, naturelles ou provoquées, des différents facteurs climatiques. J'ai considéré comme facteurs d'influence ceux en présence desquels la plante peut effectuer son développement (1).

Les techniques de forçage présentent un caractère très général. Elles se réalisent toujours en deux phases principales :

1^o La plante est d'abord soumise à un traitement ou placée temporairement dans un milieu qui ne sont pas par eux-mêmes favorables à l'entretien de la croissance (vapeur d'éther par exemple), mais qui sont capables de *déclancher* la chaîne des processus internes dont l'aboutissement est le retour à la vie active. Ces traitements ou ces milieux sont dits stimulants, ou agents de forçage.

2^o La plante ne reprend jamais son état de croissance en présence du stimulant. Elle doit être transportée dans un milieu favorable au développement normal : celui-ci n'est autre que la serre chaude et humide. *Toutes les techniques de forçage impliquent un*

(1) Parti de ce principe, j'ai laissé de côté l'étude de l'influence des abaissements de température qui, tout en constituant un facteur du climat, ne font pas partie des conditions physiques favorables à la croissance. En outre, le refroidissement des plantes à des périodes déterminées faisant actuellement l'objet d'une méthode industrielle de forçage, il m'a paru plus naturel de réserver l'étude de l'influence du froid pour la partie technique.

séjour des sujets à la chaleur humide des serres, à la suite de l'application d'un stimulant.

Classification des agents de forçage.

Dans la pratique horticole, l'idée de forçage provient de cette remarque empirique que les plantes fleurissent d'autant mieux et d'autant plus tôt que le printemps succède, chaud et humide, à un automne sec, et à un hiver brusque et froid. Les horticulteurs se sont efforcés de réaliser artificiellement ces conditions naturelles favorables à la reprise de la végétation.

Pour imposer aux plantes cultivées *un printemps anticipé* les horticulteurs ont imaginé la mise en serre, procédé déjà employé par eux peu après la découverte de l'Amérique (1492) pour conserver dans les régions tempérées les plantes de la zone intertropicale.

Pour remplacer l'hiver brusque et froid, certains eurent l'idée de faire précéder la mise en serre par un séjour des plantes dans une glacière (vers 1860).

Plus tard, en 1893, à la suite des travaux de JOHANSEN on traita les plantes (toujours avant la mise en serre) par des vapeurs d'anesthésiques. L'action déshydratante de ces derniers fut considérée comme la cause déterminant le phénomène de reprise de la végétation. On fut conduit par là à essayer l'action de déshydratants de diverses natures, mais ces procédés n'ont pas franchi le domaine du laboratoire.

Des chercheurs ont également imaginé et appliqué un procédé de trempage à l'eau tiède.

D'autre part, les travaux de DENNY [39] ont montré qu'un nombre considérable de substances chimiques, appliquées aux plantes dans les conditions les plus variées sont susceptibles d'amener une reprise anticipée de la végétation. Enfin, l'étude méthodique et très poussée de l'action des différentes radiations sur les êtres vivants a montré dans certains cas une stimulation des tissus pouvant conduire à une reprise précoce de la végétation. Il est donc normal de faire entrer ces stimulants dans la catégorie des agents provoquant le forçage. Doit-on ranger parmi ceux-ci les engrais et les stimulants divers employés en agriculture pour hâter les récoltes et augmenter leur rendement? Il est préférable de n'en rien faire, car

les engrais et stimulants agissent dans des conditions trop différentes de celles que nous avons examinées ici.

Cette restriction faite, nous pouvons considérer comme procédé de forçage *tout moyen artificiel d'avancer la date d'entrée en vie active d'un végétal quelconque, date fixée par les conditions climatiques propres à une région déterminée*. Ces considérations conduisent à scinder les agents de forçage en plusieurs catégories :

1) *Excitants physiques* (1).

a) Variations de température, d'hydratation des tissus.

b) Rayonnements ; électricité ; radio-activité.

2) *Excitants chimiques*.

a) Anesthésiques.

b) Produits variés, non anesthésiques.

3) *Ces deux modes combinés*.

L'emploi de ces excitants, nous venons de le voir, suppose toujours un séjour ultérieur dans une serre chaude et humide. Nous avons déjà étudié l'influence du séjour en serre, nous n'avons pas à y revenir. Précisons que le mot « forçage » n'est employé dans le sens que nous lui donnons ici que depuis 1877. La « serre à forcer » était dès l'origine une serre très chaude (25 à 30°) où étaient conservés des arbres fruitiers, arbustes, ou plantes d'ornement. Actuellement, dans le procédé qui utilise les anesthésiques, la température de la serre atteint 35-37° et l'atmosphère est maintenue saturée d'humidité. Aucune région équatoriale n'offre, de loin, une moyenne de température aussi élevée associée à la saturation aqueuse.

Etudions maintenant les actions des différents agents de forçage dont nous venons de parler en distinguant, d'après ce qui précède :

A. Le forçage par les agents physiques.

B. Le forçage par les agents chimiques.

Une troisième section sera consacrée aux conséquences de l'emploi de ces techniques :

C. Influence des techniques de forçage sur le métabolisme des plantes traitées.

(1) Je ne classe pas la lumière parmi les excitants bien qu'elle puisse être employée comme agent susceptible de déclancher la croissance. C'est en effet un facteur en présence duquel la plante effectue sa croissance normale.

A. TECHNIQUES DE FORÇAGE PAR LES AGENTS PHYSIQUES

CHAPITRE PREMIER

MÉTHODES DE FORÇAGE PAR LE FROID

Nous avons déjà examiné les aspects géographiques de la périodicité annuelle et essayé d'en établir la signification. Il suffit d'insister maintenant sur le rôle attribué à l'intervention du froid au cours de la végétation.

Dans les pays qui ont un hiver froid, avec des gelées prolongées ou répétées, les arbres et les arbustes, selon une croyance répandue « s'endorment sous l'influence du froid » et le réchauffement printanier de la température serait une cause suffisante du réveil de la croissance au printemps.

L'étude que nous avons faite précédemment de la périodicité annuelle nous a appris que ces deux idées sont erronées. Nous avons vu :

1^o que les arbres et les arbustes entrent en repos physiologique avant la venue du froid. Le refroidissement n'est nullement nécessaire pour les amener à l'état de repos apparent.

2^o une fois l'état de repos établi, il ne suffit pas, en général de réchauffer les plantes pour que la poussée végétative ait lieu.

F. V. COVILLE [28], répétant en 1920 les expériences anciennes, confirme dans leur ensemble les résultats déjà acquis (1). Il y ajoute l'observation suivante :

Les plantes mises en serre dès l'automne ne reprennent leur croissance normale à la chaleur du printemps que si elles ont été soumises au froid. Les arbres et les arbustes qui ont séjourné deux

(1) L'auteur ne fait d'ailleurs pas mention des travaux antérieurs aux siens:

ou trois mois dans un milieu froid (frigorifique ou gelées d'hiver) reprennent leur croissance normale. Au contraire, s'ils sont maintenus au chaud tout l'hiver, ils conservent leur état de repos indéfiniment, une année parfois. Ils finissent néanmoins par reprendre leur croissance, mais d'une façon anormale (feuilles petites, clair-semées, etc...).

Le refroidissement peut ne porter que sur une branche ou sur un bourgeon (voir COVILLE).

Pour préciser les circonstances dans lesquelles se produisent ces phénomènes et pour établir leurs conséquences biochimiques, R. COMBES [23] a entrepris en 1931 une série d'expériences sur de jeunes Hêtres semblables à ceux qu'il avait utilisés auparavant. Les observations se résument ainsi :

» Une mise en serre très précoce, supprimant complètement l'action des basses températures automnales et hivernales, exerce une action défavorable sur le développement des plantes. Elle détermine une avance importante dans le départ de la végétation, mais ce départ se fait mal, le phénomène d'éclosion des bourgeons est irrégulier, et se prolonge pendant des mois sans jamais être complet, la moitié des bourgeons ne s'ouvrant jamais. L'entrée en vie active ne s'effectue d'une façon normale que chez les plantes soumises à l'action de la chaleur humide à une date postérieure au milieu du mois de janvier ».

Cela étant, R. COMBES a effectué une série de mises en serre à des dates de plus en plus rapprochées de la date normale de l'éclosion. La durée du séjour en serre nécessaire pour produire l'éclosion des bourgeons décroît régulièrement.

On a vu précédemment (p. 47) que KLEBS [118] ayant soumis des jeunes Hêtres à l'éclairage électrique continu à divers moments de l'hiver, il parvient à les forcer au bout d'un temps variable. Il m'a paru intéressant de réunir sur un même graphique les données obtenues par KLEBS (culture en lumière continue) et les résultats de COMBES qui obtient l'éclosion par simple mise en serre.

Si l'on suppose que les individus étudiés par les deux auteurs sont comparables, on voit que KLEBS rencontre un maximum de résistance le 18 novembre ; COMBES trouve une résistance de même ordre le 26 janvier, le forçage en serre ordinaire n'étant pas prati-

cable avant cette date. Les branches de courbe deviennent décroissantes à partir de ces deux dates. Quelle est la part du froid dans ce phénomène ?

Il est tout à fait regrettable que KLEBS n'ait pas fourni de renseignements précis sur les conditions de température subies par ses Hêtres préalablement à la mise en serre éclairée artificiellement. Il est à supposer que vers le 18 novembre, les gelées subies par les sujets étaient suffisantes pour permettre un forçage plus facile en



Fig. 1. — Schéma indiquant le nombre de jours de culture en serre nécessaires pour amener l'éclosion des bourgeons de *Fagus*, EC dans le cas de l'éclairage continu ; S dans une serre ordinaire. Les chiffres portés en abscisses indiquent les mois.

éclairage continu. A partir du 26 janvier, fait complètement négligé par KLEBS, l'éclairage de la serre est suffisant pour permettre le forçage par la chaleur humide seule.

Conséquences biochimiques sur le métabolisme azoté.

Lorsque la mise en serre est faite avant le milieu de janvier, l'irrégularité de la reprise de végétation active entraîne des modifications dans le sort des substances azotées.

Dans ce cas, nous l'avons vu, un petit nombre de bourgeons éclosent au cours des premières semaines. Au début de ces éclosions, se produit une accumulation de substances azotées solubles dans les jeunes tiges qui portent les bourgeons (COMBES, *l.c.*). D'après cela, l'auteur pense qu'il serait possible d'attribuer la lenteur et l'irrégularité d'éclosion des bourgeons à une insuffisance des réactions

d'assimilation, en particulier des réactions de protéogénèse dans les tissus des bourgeons.

Chez ces mêmes plantes forcées très tôt, mais soumises à l'action du froid pendant quelques jours, cette accumulation de substances azotées solubles dans les tiges ne se produit pas.

Dans les cas d'éclosion normale des bourgeons (mise en serre postérieure au milieu de janvier), R. COMBES n'observe pas de modifications sensibles dans l'allure du métabolisme azoté qui accompagne l'éclosion des bourgeons. Les phénomènes sont les mêmes que ceux qui ont lieu chez les plantes développées en plein air à basse température, ils sont simplement avancés dans la mesure où l'est elle-même l'éclosion des bourgeons.

De tout cela, il paraît résulter que le froid modifie l'état des plantes de telle sorte que le seul séjour à la chaleur humide d'une serre puisse amener une chaîne de processus dont l'aboutissement soit l'éclosion des bourgeons. Les bourgeons des plantes soumises assez longtemps à l'action du froid peuvent être considérés comme « prêts à partir ». C'est ce que JOHANNSEN appelait la période d'« inactivité forcée ».

D'après lui, on peut admettre trois périodes dans l'état de la plante en hiver :

1^e Fin progressive de la vie active.

2^e Repos apparent. Une mise en serre n'amène aucune reprise de la vie active.

3^e Inactivité forcée si les plantes sont exposées au froid ; reprise de la végétation si elles séjournent à la chaleur humide.

Cette notion d'inactivité forcée permet l'application pratique d'une méthode employée par les horticulteurs sous le nom de « *retardage* » (1).

D'après PERRET [180], pour retarder la floraison des Lis, Hortensias, Rosiers, etc... on arrête leur végétation peu avant le départ normal des bourgeons en traitant les plantes par le froid artificiel. Au moment choisi, il est possible de remettre les plantes

(1) Sur ce procédé voir HÄBLER [80].

en état de vie active en les plaçant dans une serre progressivement chauffée (1).

Pratiquement, les plantes à retarder sont placées à une température de 1 à 3° et humidifiées à l'aide de morceaux de glace. Pour le Muguet, W. NEUBERT, à Wainbeck (Hambourg) congèle à —6° dans des chambres frigorifiques renfermant chacune 2.500 pieds. Il dégèle lentement, le moment venu, par séjour sur une terre mouillée puis en serre tempérée dont la température est portée progressivement à 25 et même 30°. Dans ces conditions de culture, le Muguet fleurit au bout de trois semaines environ.

Nous avons été à même de constater dans la première partie de ce travail que les diverses espèces peuvent être forcées avec plus ou moins de facilité, et que, sous ce rapport, de grandes différences se sont manifestées, en particulier chez les espèces ligneuses. Les auteurs ont parlé à ce sujet de repos ou de sommeil hivernal plus ou moins profond et se sont efforcés de rattacher la variabilité observée dans le comportement des différentes espèces à leur plus ou moins grande résistance au froid :

Sur les trois espèces de *Prunus* étudiées par STRAUSBAUGH[211] les deux espèces les moins résistantes au froid ne présentent qu'une période de repos peu accusée, tandis que les espèces les plus résistantes au froid subissent un repos hivernal plus profond et plus prolongé. HOWARD (W.T.) [94], étudiant la profondeur du repos hivernal chez 234 espèces de climats variés mais tempérés, a montré que, parmi les plantes habituées à un climat doux, la proportion des espèces dont le repos hivernal est peu accusé est beaucoup plus grande que chez les plantes provenant de climats plus rudes. Par exemple, 50% des espèces sino-japonaises soumises au forçage ont pu retrouver leur vie active dès le mois d'octobre, et en général en moins de dix jours ; au contraire, 30% seulement des espèces nord-américaines ont pu être forcées avec succès, et l'éclosion des bourgeons ne s'effectuait que 64 jours après la mise en serre. Les espèces de l'Europe moyenne et méridionale sont douées d'un repos *plus accusé* que les espèces sino-japonaise et *moins accusé* que les plantes nord-américaines. S'il était prouvé que la correspondance observée

(1) Procédé inauguré à Hambourg vers 1877 par BOTTCHEr, horticulteur, à l'occasion d'une visite du roi de Prusse (Muguet et autres plantes conservées au voisinage d'un mélange de glace et de sel).

par STRAUSBAUGH entre la profondeur du repos et la résistance au froid ait une portée générale, on pourrait interpréter le fait du repos hivernal peu profond des espèces sino-japonaises comparées aux espèces européennes et nord-américaines, comme la mise en évidence d'une telle correspondance. Celle-ci existe-t-elle, et jusqu'à quel point, entre les différentes espèces d'un même genre ? Telle est la question qui se pose dès l'abord. D'autre part, les espèces (ou les races) pourvues d'une période de repos accusée présentent-elles quelque particularité dans le chimisme (transformation des réserves) qui caractérise le repos hivernal, par rapport aux espèces n'ayant qu'un repos peu marqué.

PERETOLTCHIN (K.) [179] s'est efforcé de montrer, comme nous l'avons vu (p. 51), que les différentes phases du repos dépendent étroitement des migrations et des transformations des substances accumulées dans les tissus. Il a prouvé, en outre, que, parmi les quatre espèces ligneuses envisagées par lui (*Quercus pedunculata*, *Fraxinus excelsior*, *Ulmus montana* et *Tilia parvifolia*), chez celles qui présentaient un repos très accusé, on pouvait constater une relation entre les transformations des réserves et la durée et le degré d'importance des phases du repos. *Quercus*, chez lequel une partie insignifiante de l'amidon est transformée en lipides, montre un très faible repos hivernal (1). *Tilia*, qui transforme beaucoup d'amidon en lipides, se signale par un repos hivernal profond et de longue durée, tandis que *Fraxinus* et *Ulmus*, intermédiaires sous le rapport du repos, transforment en lipides une quantité d'amidon moindre que *Tilia*, mais plus grande que *Quercus*. Ces questions ont été de nouveau étudiées par POJARKOWA (A.) [182] sur de nombreuses espèces de *Ribes*, *Acer*, *Lonicera*, *Berberis*, *Corylus*, *Amelanchier*, ces espèces ayant été classées par WOLFF (Egb.) [245] sous le rapport de leur résistance au froid dans la région de Leningrad. Toutes ces espèces ont montré une correspondance très étroite entre le cours des transformations de l'amidon et le degré du repos hivernal : les espèces chez lesquelles une grande quantité d'amidon est hydrolysée en glucose possèdent un repos très accusé, tandis que celles chez lesquelles cette transformation est peu marquée se distinguent par un repos peu prononcé.

(1) PERETOLTCHIN est ici en désaccord flagrant avec KLEBS qui considère *Quercus* comme très difficile à forcer.

En second lieu, le rapport entre la profondeur du repos et la résistance au froid observé par STRAUSBAUGH chez *Prunus* n'a été retrouvé par POJARKOVA que chez les espèces de *Ribes*. Les espèces relativement résistantes au froid possèdent un repos plus marqué, par contre les espèces moins résistantes au froid se signalent par un repos extrêmement faible. Pourtant, aucune relation entre le degré de résistance au froid et le repos hivernal n'est observable chez les genres *Acer* et *Berberis*. D'autres auteurs ont étudié le retentissement biochimique des techniques de forçage par le froid en comparaison avec d'autres méthodes. Ces dernières devront donc être étudiées préalablement à toute comparaison.

Printanisation.

Avant de clore ce chapitre, signalons une technique récemment mise au point en Russie et qui a reçu le nom de *printanisation* ou *jarovisation*. Elle s'adresse aux céréales qui, normalement, doivent être semées au début de l'hiver et permet de ne les semer qu'au printemps. Ainsi peut-on transformer un blé d'hiver en blé de printemps. On opère de la façon suivante :

A la fin de l'hiver, les semences sont soumises à la germination vers 10-15°. Puis elles sont abandonnées, pendant environ deux semaines dans des chambres froides (2-5°) ; après cela, elles peuvent être semées en même temps que les graines de printemps.

Remarquons que cette méthode s'écarte de celles que nous avons à décrire ici, en ce que le végétal ne se trouve plus à l'état de repos lorsqu'il est traité par le froid : Les graines ne sont soumises à la printanisation qu'après avoir germé.

CHAPITRE II

FORÇAGE OBTENU PAR DESSICCATION

On sait, depuis les travaux de MATRUCHOT et MOLLIARD [145] que la mort des tissus provoquée par le froid trouve sa cause dans une déshydratation des cellules, dont le contenu aqueux envahit les méats. Certains ont pensé qu'un tel phénomène pourrait n'être que partiel quand le froid n'agit pas trop longtemps, et, la déshydratation entraînant la concentration des colloïdes du protoplasme, ceux-ci deviendraient capables d'absorber de l'eau et de retrouver leur activité dès que les plantes sont transportées à la chaleur humide.

On a également invoqué une déshydratation à l'origine des phénomènes suivants :

Après des incendies survenus en automne, des arbres fruitiers, des Lilas, placés à quelques mètres du foyer se sont mis à fleurir comme au printemps. Chez un Pommier se trouvant dans ces conditions, LAURENT a observé que certains bourgeons à bois ont grossi, sont devenus des boutons, et ont donné naissance à des fleurs. MAUMENÉ [147] a supposé que, les arbres étant déshydratés par la chaleur de l'incendie, les feuilles tombent, la racine continue à absorber l'eau et les sels du sol, la sève arrive, abondante, aux bourgeons et amorce leurs multiplications cellulaires.

Peut-être la dessiccation intervient-elle également pour provoquer les foliations ou floraisons tardives résultant de l'effeuillage naturel ou artificiel (1).

AYMARD (J.) [6], inspiré par les considérations de R. DUBOIS [59], a tenté de forcer le Muguet par dessiccation, et a comparé les résultats obtenus avec diverses substances employées comme

(1) Nous avons eu déjà l'occasion d'examiner ces faits d'un autre point de vue dans la première partie de ce travail (v. p. 24).

desséchants (1). CaCl_2 , P_2O_5 , SO_4H_2 bouilli. C'est P_2O_5 , déshydratant le plus énergique, qui a fourni, quant au forçage, les meilleurs résultats. Nous verrons, à propos du forçage par les anesthésiques, qu'AYMARD, constatant l'efficacité de la déshydratation, a étendu les faits observés au mode d'action de ces derniers produits. Nous aurons l'occasion de discuter cette théorie.

Il paraît hors de doute que la dessiccation partielle des tissus puisse être considérée comme une technique de forçage. Pourtant, aucune autre étude de ce procédé ne paraît avoir vu le jour à l'heure actuelle.

Nous allons maintenant étudier la technique de forçage par bain d'eau tiède qui, elle, a donné lieu à de nombreux et importants travaux.

(1) Dans une telle expérience, il faut éviter que la vapeur des produits employés puisse se trouver en contact avec les plantes étudiées, faute de quoi on risque de se trouver en présence d'actions d'ordre chimique, et non plus d'une simple déshydratation.

CHAPITRE III

TECHNIQUE DU BAIN TIÈDE

La méthode qui consiste à forcer les plantes par trempage préalable dans l'eau tiède a d'abord été employée dans l'industrie. La firme J. DAUGULL (Dorpat) l'appliquait au Muguet, et PAULIG (1905) fit paraître un premier travail sur cet objet. HOFFMANN (1906), LEDIEN, (1907) appliquent la technique au Lilas. KLEIN (1909), etc... effectuent des recherches d'ordre technique.

MOLISCH (1908 et 1909) [159] fait de ce procédé une étude systématique et obtient les résultats suivants :

Si des rameaux coupés ou de jeunes pousses ligneuses pourvues de racines sont plongés, à l'époque du repos végétatif, dans de l'eau à 30-40°, abandonnés 9 à 12 heures dans ce milieu, puis portés en serre chaude et humide, leur période de repos est abrégée dans de nombreux cas, et l'éclosion des bourgeons s'effectue très régulièrement.

50 espèces ainsi traitées ont été forcées avec succès ; chez *Syringa* par exemple, la floraison complète est obtenue en 40 jours. Cette plante, fait exceptionnel, peut être forcée dès le mois de juillet.

Le succès de ce procédé dépend de la durée et de la température du bain, de la nature de la plante et de l'époque de l'année où il est appliqué.

a) La durée du bain ne doit pas dépasser 12 h. ; la quantité d'oxygène dissoute dans l'eau étant réduite, un bain trop long risquerait d'amener une anaérobiose susceptible d'altérer les bourgeons.

b) La température optima du bain tiède doit être fixée pour chaque espèce. *Syringa*, par exemple, demande un bain à 30°, *Betula alba*, à 35-40° (l'auteur n'a pas recherché s'il était possible d'augmenter la température en réduisant la durée d'action du bain).

c) La durée efficace du bain est maxima au début de l'automne ; elle diminue ensuite jusqu'à la fin de l'hiver. Par exemple *Forsythia* peut être forcé à l'aide d'un bain tiède de 9 à 12 h. en automne, de 6 h. en janvier, de 3 h. dans les mois suivants.

Plus la période de repos est avancée, moins on note de différence entre les plantes traitées et non traitées. A la fin de la période de repos, le bain devient inutile. Nous retrouvons ici une loi que nous avons déjà indiquée à plusieurs reprises :

A partir de l'hiver, les plantes peuvent être forcées d'autant plus facilement et plus rapidement que la date du traitement se rapproche davantage de celle de l'éclosion normale des bourgeons en plein air.

d) L'action du bain chaud est *localisée* : Si l'on baigne la moitié d'un rameau de *Syringa* et qu'on le porte ensuite en serre chaude, les bourgeons baignés éclosent peu après, les autres restent inchangés.

e) Enfin, l'action du bain chaud se conserve, *latente*, sur les plantes traitées : des rameaux baignés de *Corylus* ou *Forsythia* laissés en plein air trois à cinq semaines se comportent par la suite en serre chaude comme ceux qui ont été trempés immédiatement.

f) Le forçage est d'autant plus facile que les plantes ont été plus longtemps soumises au froid. Il y a là une curieuse équivalence entre les effets du froid et ceux du bain tiède.

MOLISCH [160] a tenté d'expliquer le mode d'action du bain tiède sur les tissus. Ce traitement implique, dit-il, un complexe de facteurs :

1° Température élevée.

2° Inhibition respiratoire due au séjour dans une quantité d'eau limitée.

3° Contact prolongé avec l'eau tiède.

4° Pénétration de l'eau dans la plante, par laquelle la diffusion des matériaux au sein des tissus se trouve facilitée.

MOLISCH admet que tous ces facteurs peuvent agir sur les plantes en produisant une excitation conduisant à un raccourcissement ou à une suppression complète de la période de repos.

Recherche de l'agent causal de la reprise de végétation après le bain tiède.

Les auteurs se sont attachés à étudier les modifications respiratoires introduites dans les tissus par le bain d'eau tiède.

On sait que l'intensité respiratoire croît proportionnellement à la température (à l'intérieur de certaines limites). La règle de VAN T'HOFF (1) [221] s'applique à la respiration des végétaux (KUIJPER [126]). D'autre part, PALLADIN (W.) [177] a montré que les changements de température stimulent la respiration en tant qu'ils accélèrent les échanges de matière. Ainsi, le passage des basses températures aux températures moyennes élève l'intensité respiratoire de 40 % ; l'élévation atteint 53 % lorsque l'on passe des moyennes aux hautes températures. De même ZALESKI [248] signale que si des bulbes de *Gladiolus* séjournent deux heures à 38°, l'activité respiratoire augmente momentanément de 154 %, s'abaisse ensuite pour retrouver sa valeur primitive après 7-8 jours. Dans l'idée de l'auteur, ce phénomène présente les caractères d'une « excitation explosive » qui s'éteint ensuite progressivement. On sait mal en quoi consiste l'action de l'eau : ZALESKI a montré qu'une immersion de 15 heures augmente l'intensité respiratoire des bulbes de *Gladiolus* de 113 %. On aurait encore affaire à un processus excitatif.

Comment le bain tiède agit-il sur l'activité respiratoire des tissus ? IRAKLIONOW [97] s'est efforcé de répondre à cette question en étudiant les effets respiratoires du bain tiède sur des Pommes de terre à l'état de repos. Il traite les tubercules par des bains de 8 à 13 h. dans l'eau à 30°, puis il les plante en serre. Après quoi, il suit les variations de l'intensité respiratoire des tubercules ainsi traités, de même que celle de tubercules témoins également mis en serre. Il obtient les résultats suivants :

1° Dans les premiers jours qui suivent le bain tiède, l'énergie respiratoire est notablement accrue. Elle s'abaisse ensuite jusqu'au niveau qu'elle présentait avant le traitement, s'y maintient un certain temps et ne remonte de nouveau que pendant la germination.

2° L'influence du bain chaud résulte de la somme des deux facteurs : chaleur et séjour dans l'eau.

(1) Règle dite « R.G.T. ».

3^e L'action du bain chaud ne consiste pas dans une stimulation éphémère mais dans une influence très profonde portant sur les processus diastasiques (principalement les oxydations) « dont la coopération conduit finalement au réveil de l'activité végétative (1) ».

4^e Les tubercules baignés étant transportés dans un gaz neutre (H ou N), le dégagement de gaz carbonique, très considérable à la sortie du bain, diminue rapidement. Placés ensuite dans l'air, les tubercules présentent de nouveau un dégagement de gaz carbonique accru et qui persiste plus de deux jours. L'auteur en conclut que le bain chaud stimule des processus d'oxydation dont le gaz neutre suspend temporairement la manifestation. Des variantes de l'expérience précédente conduisent à des conclusions analogues.

MÜLLER-THURGAU et SCHNEIDER-ORELLI [165], [166], ont étudié également les effets physiologiques du bain tiède sur des tubercules de Pomme de terre (2). La mesure, chez de tels organes, de l'intensité respiratoire et de la teneur en sucres montre que le bain tiède entraîne des modifications semblables à celles qui s'établissent progressivement au cours du vieillissement des tubercules : augmentation de l'intensité respiratoire, diminution de la capacité de retransformer le sucre en amidon. Les auteurs en concluent que le séjour dans le bain d'eau tiède engendre dans les tissus un « affaiblissement » durable (3) de la matière vivante. Cette notion d'« affaiblissement » observé par eux chez la Pomme de terre, et qu'ils considèrent comme établi, ils pensent pouvoir l'étendre à la croissance des bourgeons. Ils admettent que, par chauffage préalable au cours de la période de repos, « l'affaiblissement de la matière vivante influe directement sur les facteurs internes qui ont provoqué l'état de repos » [165], (p. 372). Dans un mémoire ultérieur ils admettent la possibilité que, pour le déclenchement de la croissance, sont indis-

(1) L'auteur laisse de côté la question de la latence de l'action.

(2) Les résultats de ces deux auteurs diffèrent sur certains points de ceux des travaux de MOLISCH et d'IRAKLIONOW ; les conditions dans lesquelles ils réalisent leurs expériences sont trop différentes de celles qui nous occupent pour qu'il puisse en être tenu compte ici.

(3) La notion d'« affaiblissement » ressemble ici à une explication purement verbale. Au moment de l'« après-repos » les organes sont capables de retrouver la vie active dès que les facteurs externes sont favorables, on imagine mal comment ils peuvent être « affaiblis ». L'accroissement de la respiration survient d'ailleurs dans bien des cas où la matière vivante n'est pas « affaiblie », mais en pleine activité.

pensables, non seulement des modifications dans le cours du métabolisme, mais aussi la suppression d'un état d'équilibre stable du protoplasma [166], (p. 444). Enfin, d'après leurs observations : « Dans le bain tiède, l'agent causal est la chaleur et non pas l'eau ; tout au moins, le chimisme est modifié de la même manière par un réchauffement dans l'air que par un traitement de même durée dans l'eau tiède [165], (p. 371).

WEBER [233] a proposé d'autres explications. Après une étude comparée des méthodes de forçage alors connues, il voit « dans une inhibition primitive de la respiration accompagnée d'une lyse anaérobie » le facteur essentiel qui amène la reprise de la végétation. Cette théorie s'appliquerait à toutes les techniques, y compris celle du bain tiède. Comme MOLISCH, WEBER admet que, pendant le séjour des organes dans l'eau tiède, la respiration normale doit être entravée par la faible teneur de l'eau chaude en oxygène. Il suppose « qu'à la faveur de la respiration intramoléculaire naissent des produits qui agissent comme stimulants directs de la croissance » (p. 211).

NABOKISCH [169] avait déjà émis une hypothèse analogue à partir d'observations sur la germination.

Plus tard WEBER [238] met au point diverses méthodes de forçage consistant à blesser ou à écraser partiellement les bourgeons. A partir de ces nouveaux résultats, il tient pour vraisemblable que les techniques de forçage puissent amener dans les tissus la formation d'hormones de blessure ou « nécrohormones » qui fonctionnent comme déclencheurs des divisions cellulaires et conduisent à l'éclosion précoce (p. 150). Déjà, HABERLANDT [81] pensait que non seulement les blessures mécaniques, mais les lésions d'autre nature, chimiques, thermiques etc., provoquent la formation de nécrohormones. WEBER [238] suppose, lui aussi (p. 151), que « dans le bain chaud, les limites entre l'action optimale et les fortes lésions sont extrêmement voisines... et la formation d'une nécrohormone n'est pas là encore invraisemblable ».

BORESCH [13], [14], a analysé l'action de forçage du bain d'eau tiède sur divers bourgeons. Il remarque que l'on obtient des résultats identiques si l'on remplace le bain d'eau tiède par un séjour à 30° dans une atmosphère où la pression est réduite à 50 mm. de mercure (tension normale de l'oxygène dans l'eau tiède). Employés

séparément, ces deux facteurs sont inefficaces. D'après cela, le bain tiède agirait en amenant un état d'anaérobiose à température élevée. Les produits élaborés par les tissus dans ces conditions pourraient provoquer le réveil de la végétation, et l'agent actif du bain chaud serait un produit d'oxydation incomplète, acide organique ou alcool. Effectivement, JESENKO et POPOFF ont essayé avec succès les acides organiques comme agents de forçage, soit sous forme de vapeur, soit de bain ou d'injections. Les acides lactique, pyruvique, le méthylglyoxal (1) se sont montrés des agents très actifs de forçage. Or ces corps sont tous les trois des sources possibles d'acétaldéhyde (2). Appliqué sous forme de vapeur (à une dose inférieure à la dose toxique) l'acétaldéhyde est particulièrement actif. Ces faits inclinent BORESCH à croire que l'acétaldéhyde pourrait être l'agent causal du déclenchement de la poussée végétative. En faveur de cette hypothèse, il note que l'on trouve toujours une quantité accrue d'acétaldéhyde dans les tissus des plantes traitées. Le même effet survient après les traitements à l'alcool éthylique et à l'ammoniaque qui sont tous deux des agents de forçage. On pourrait expliquer de la même manière l'action des bains dans les solutions glucosées dont l'influence sur la reprise de la végétation est encore plus prononcée que celle du simple bain d'eau tiède. L'élévation de concentration des produits de la respiration aurait alors pour résultat un accroissement de la teneur des tissus en acétaldéhyde et ce corps serait, là aussi, l'agent directement actif.

BORESCH ne précise pas jusqu'à quel point son hypothèse possède une portée générale, ni quel est le détail du mécanisme de l'action de l'acétaldéhyde. Il constate d'ailleurs que les différentes plantes réagissent diversement à l'action excitante ou toxique de l'acétaldéhyde.

Poursuivant les mêmes recherches, BORESCH [15], comme contre-épreuve de l'expérience précédente, emploie un bain d'eau tiède renfermant de l'oxygène sous pression; l'action de forçage est alors abolie ou fortement amoindrie, ce qui contrôle l'hypothèse d'une anaérobiose à la base de l'activité de forçage du bain. En outre,

(1) Nous verrons plus loin qu'un grand nombre de produits chimiques appartenant à tous les groupes, peuvent donner des effets de forçage. La signification de ceux-ci s'en trouve fortement amoindrie.

(2) Ainsi que les recherches sur la fermentation alcoolique l'ont démontré.

l'auteur a déterminé, chez les chatons de *Corylus avellana*, les quantités d'alcool et d'acétaldéhyde présentes dans les tissus, après un séjour de 7 heures dans un bain d'eau à 31°. Il trouve constamment de grandes quantités de ces produits dans les organes traités, alors que les témoins n'en renferment que très peu. Les plantes baignées étant par la suite cultivées en serre, l'alcool et l'acétaldéhyde, loin de disparaître, subissent d'abord une augmentation, comme si la phase oxydative de la respiration avait subi une altération durable.

Notons, dès maintenant, que, BORESCH ayant entrepris des études chimiques comparées du forçage par divers procédés (éther et acide cyanhydrique), ces traitements n'ont fait apparaître dans les tissus aucune quantité mesurable d'alcool et d'acétaldéhyde. On est donc conduit à admettre que les divers procédés de forçage ne présentent pas le même mode d'action. DENNY (F.E.), MILLER (L.P.) et GUTHRIE (J.D.) [55] ont fait observer à ce sujet que, dans les pommes de terre forcées par la monochlorhydrine du glycol, on ne trouve que des traces d'acétaldéhyde; or ce corps est considéré comme une étape des processus respiratoires, et SMITH a montré que le traitement des tubercules a pour effet d'accroître fortement leur activité respiratoire. L'acétaldéhyde peut donc être le produit de cette activité sans être pour cela un agent effectif du départ des bourgeons.

VEGIS (A.) [222] remarque que l'emploi du bain tiède implique la mise en jeu d'un grand nombre de facteurs, dont il est impossible de faire la discrimination, et qui peuvent agir pendant un temps très long (respiration entravée, contact prolongé avec l'eau tiède, etc...). Ces considérations ont conduit l'auteur à une importante innovation technique : Par l'emploi, toujours efficace, de bains très chauds et très courts (jusqu'à 15 sec. à 55°), l'auteur force *Hydrocharis Morsus-ranæ*, éliminant ainsi les facteurs impondérables. Il en conclut que le facteur actif au cours du traitement réside uniquement dans l'élévation de température. La solution du problème, ainsi ramené à l'étude d'un seul facteur, s'en trouve facilitée. Quelles sont, dans ces conditions, les durées optimales de forçage pour des bains de température déterminée (entre 40 et 48°) ? Pour une espèce déterminée, à un moment donné du repos, à chaque température, la durée optimale varie entre un maximum et un minimum dont

l'intervalle est d'autant plus étendu que la température du bain est plus basse. Les durées optimales décroissent très rapidement pour de petites élévations de température (4 à 6 heures à 40°; 5 m. à 48°).

Là-dessus, VEGIS a cherché à établir une relation mathématique entre températures et durées minima, et il a abouti à une courbe de forme exponentielle, dont la coïncidence avec les courbes établies expérimentalement est très satisfaisante. Les résultats ainsi obtenus peuvent s'énoncer ainsi : « Si la température du bain croît en progression arithmétique, la durée du bain minimale pour obtenir le forçage décroît au voisinage d'une progression géométrique » (p. 751)

D'autre part, la rapidité avec laquelle le départ des bourgeons est obtenue étant d'autant plus grande que la température du bain est plus élevée, la loi précédente peut se formuler ainsi :

« Si la température du bain croît en progression arithmétique, son activité de forçage croît au voisinage d'une progression géométrique ».

L'application de cette loi montre que pour une élévation de température de 10° la rapidité de l'action du bain croît 58 fois environ. Autrement dit, une élévation de 10° accélère 58 fois les transformations chimiques qui conduisent au réveil de la végétation. En employant la notation de VAN T'HOFF $Q_{10} = 58$. Un tel coefficient est extraordinairement élevé. En effet, on sait que, pour les organismes vivants, comme au cours des réactions chimiques, $Q_{10} = 2$ à 3.

Du point de vue énergétique, on pouvait s'attendre à ce que les différentes combinaisons : température-durée du bain, fussent équivalentes. Or, il n'en est rien. Les bains très chauds et très courts fournissent un apport énergétique bien plus faible que les bains tempérés longs. S'il fallait obtenir cette équivalence énergétique aux hautes températures, les durées convenables seraient telles qu'elles léseraient ou tueraient les tissus. Donc :

« L'action essentielle du bain ne consiste pas dans un apport d'une quantité d'énergie déterminée, mais le bain chaud présente les caractères d'une action excitatrice de déclenchement des processus chimiques (1) »

(1) P. 753. « *Auslösende Wirkung* ».

L'énergie indispensable au développement est ainsi fournie par les bourgeons eux-mêmes, le traitement par la chaleur n'est que l'occasion du passage d'un état inactif à l'activité. Quelle peut être maintenant la signification de l'énorme coefficient $Q_{10} = 58$? L'investigation des données de physiologie, tant animale que végétale, montre que ce coefficient est du même ordre de grandeur que ceux observés chez les êtres vivants au moment de la mort par la chaleur.

D'autre part, les coefficients thermiques de la rapidité de la mort sont semblables à ceux de la coagulation ou altération par la chaleur des sols albuminoïdes.

Ces faits permettent de penser que « l'action de forçage du bain chaud présente quelque rapport avec une dénaturation partielle des albuminoïdes de la matière vivante et du trouble apporté par elle dans les liaisons possibles entre les lipides et les albuminoïdes ».

A cette hypothèse si intéressante, VEGIS ajoute celle d'une solubilisation possible des lipides cellulaires, ou, en tout cas, de changements dans leur état de dispersion (1).

« Le bain à haute température permet de supprimer le repos hivernal des bourgeons, d'ébranler leur état d'équilibre, et de permettre l'établissement d'un nouvel état d'activité. Mais *il n'accélère pas les phénomènes de développement eux-mêmes*. Si la période de repos est terminée, il ne peut agir qu'en nuisant aux processus de départ de la végétation.

Récemment VEGIS (A.) et VEGIS (B.) [224] ont poursuivi cette étude du bain chaud sur *Stratiotes aloides* et ont étudié ses effets sur une gamme de température plus étendue (35° à 100°).

Ils ont constaté que la loi exponentielle dont nous avons parlé n'est plus valable qu'entre 35 et 45°. Au-dessus de cette dernière température, les durées minimales décroissent plus lentement. Si l'on se rapproche de 100°, on ne constate même plus de différences dans les durées minimales. Celles-ci sont très courtes (1 à 3 sec.). et il est fort probable que dans ces conditions, le réchauffement n'affecte pas les tissus profonds. On n'imagine pas, en effet, un protoplasme résistant à des températures aussi élevées (jusqu'à

(1) Nous aurons l'occasion de revenir sur cette hypothèse à propos de l'action des anesthésiques. C'est pourquoi nous bornons là notre exposé.

100°). En présence de ces faits, les auteurs sont conduits à imaginer que le forçage puisse être déclenché par divers facteurs. Se ralliant aux hypothèses de BORESCH et d'IRAKLIONOW ils admettent que, pour les températures inférieures à 45°, les produits de la respiration anaérobie puissent jouer le rôle d'excitants de la reprise de végétation. Aux hautes températures seulement, interviendraient plutôt des modifications colloïdales de la matière vivante (1).

Enfin, en accord avec leurs constatations antérieures, les auteurs notent que l'action du bain chaud consiste uniquement dans une élévation de température (2). La chaleur sèche (50-55°) agit sur les bourgeons aussi favorablement que le bain correspondant.

Cette longue étude de l'action du bain tiède met en évidence les difficultés rencontrées par les auteurs au cours de l'interprétation de leurs expériences. Les théories qui viennent d'être exposées ont pour la plupart été reprises lorsqu'il s'est agi d'expliquer l'action des anesthésiques, en sorte qu'il suffira d'y faire allusion, le moment venu. Résumons-les brièvement :

1° Pour MOLISCH chacun des facteurs impliqués par le séjour des plantes dans l'eau tiède jouerait un rôle comme cause du départ des bourgeons.

2° Pour IRAKLIONOW, le bain tiède agit comme stimulant respiratoire et influe sur les processus diastatiques (surtout oxydatifs) qui pourraient conduire à la reprise de la végétation.

3° Pour MÜLLER-THURGAU et SCHNEIDER-ORELLI, le bain tiède amène un affaiblissement de la matière vivante qui influe directement sur les facteurs internes ayant amené le repos.

4° WEBER attribue un rôle décisif à l'anaérobiose engendrée par le séjour dans l'eau, et qui conduirait à l'élaboration de produits stimulant la croissance. Plus tard, il a invoqué l'action de nécro-hormones hypothétiques provenant de l'action traumatismante du bain tiède.

5° BORESCH est, lui aussi, partisan de l'anaérobiose. Il distin-

(1) Il me semble qu'au-dessus de 70° les écailles externes des bourgeons doivent subir au moins un début de « cuisson » et nous serions ramenés aux expériences de WEBER qui provoque le forçage par lésions diverses (entailles, sections, ou écrasement partiel).

(2) Mais que devient la théorie de l'anaérobiose ?

gue parmi les produits qui se forment dans ces conditions, l'acétaldéhyde qui, d'après lui, jouerait un rôle décisif d'agent de forçage.

6° VEGIS constate que l'intensité des facteurs qui interviennent est toujours située au voisinage des doses nuisibles ou mortelles. Par là, il est conduit à admettre la possibilité d'un début d'altération des constituants fondamentaux de la matière vivante ou d'un changement dans l'état de dispersion des lipides cellulaires.

L'état actuel des recherches ne permet pas de trancher définitivement entre ces hypothèses. Certaines d'entre elles soulèvent des objections. En voici quelques-unes :

1° MOLISCH n'a pas cherché à distinguer l'importance relative de chacun des facteurs qu'il invoque, ni tenté d'expliquer le mécanisme de leur action.

2° L'hypothèse d'IRAKLIONOW n'est pas complètement fondée sur des données expérimentales : en effet les mesures effectuées par lui de l'activité diastasique des tissus avant et après le bain tiède lui ont fourni des résultats négatifs.

3° Il est à peine besoin d'insister sur le caractère vague et les notions anthropomorphiques impliquées dans l'hypothèse de MÜLLER-THURGAU et SCHNEIDER-ORELLI.

4° WEBER apporte un élément important à la solution de la question, mais l'hypothèse d'une nécrohormone la fait reculer au lieu de la résoudre.

5° Le choix que fait BORESCH parmi les produits de l'oxydation incomplète est sans doute arbitraire, les autres produits intermédiaires de la réaction anaérobie pouvant aussi bien avoir un rôle à jouer.

Les théories de VEGIS paraissent mieux fondées et correspondent davantage à nos connaissances actuelles sur les propriétés de la matière vivante. Nous aurons l'occasion de les étudier plus loin et d'examiner l'importance qu'il convient de leur attribuer.

En somme, tout porte à croire que les causes possibles du déclenchement de la poussée de croissance ne peuvent pas être ramenées à l'unité, et l'une ou l'autre d'entre elles, ou plusieurs d'entre elles, pourraient avoir un rôle à jouer en fonction des circonstances externes et internes. Retenons que tout se passe comme si les agents de forçage effectuaient la « mise en marche », ou le « déclan-

chement » de processus qui se poursuivent en serre chaude et humide, et dont l'aboutissement est le réveil de la croissance.

Enfin si nous essayons de rapprocher les techniques décrites précédemment : froid, dessiccation, chaleur sèche ou bain tiède, nous constatons qu'elles ont des actions de forçage équivalentes. Nous avons suggéré la possibilité que le froid puisse agir par déshydratation partielle des colloïdes vivants. Il est invraisemblable qu'il puisse en être de même lorsque l'on emploie un bain d'eau à température moyenne. Mais il n'en est peut-être pas de même lorsque, comme VEGIS, on emploie un bain à température très élevée, ou bien de l'air sec. Les observations de physiologie pathologique ont montré que les traumatismes dus au froid de même que les brûlures à sec ou dues à de l'eau chaude avaient des effets analogues et amenaient essentiellement une déshydratation des tissus.

Après l'étude des effets des variations de température, nous allons dire quelques mots des essais de laboratoire qui ont été effectués en vue d'établir si les radiations de diverses longueurs d'onde, dont nous connaissons aujourd'hui une si vaste échelle, sont susceptibles d'être employées comme agents de forçage.

CHAPITRE IV

TECHNIQUES DE FORÇAGE UTILISANT L'ÉLECTRICITÉ OU LES RADIATIONS.

L'influence de l'électricité sur les plantes a donné lieu à de nombreux travaux. Aucun d'eux (1), semble-t-il, n'a été conduit dans des conditions telles qu'il puisse être légitimement considéré comme une méthode de forçage telle que nous l'avons définie. Il s'agit surtout d'essais ayant trait à la pratique de l'agriculture ou de l'horticulture. Une revue très complète des études parues sur ce sujet est due à PLANTEFOL (2) [181].

Quant à l'action de forçage obtenue avec les diverses radiations, elle a fait l'objet d'un certain nombre de travaux dont les résultats sont fort souvent contradictoires.

Cela résulte en partie du fait que les auteurs ont tiré des conclusions d'observations portant sur un trop petit nombre de plantes, et aussi de ce qu'ils extrapolaient des résultats obtenus avec certaines radiations à des rayonnements appartenant à un autre domaine (par exemple, des rayons X à la radio-activité). Les études modernes ont montré qu'il fallait être très prudent dans cet ordre d'idées, et étudier méthodiquement l'action de radiations choisies dans des intervalles de longueur d'onde aussi réduits que possible. DOGNON [58] écrit par exemple : « Il n'est nullement certain que la variation de l'action biologique en fonction de la longueur d'onde soit la même et de même signe dans toute l'étendue du spectre des rayons X. Il n'est pas non plus évident que l'action biologique d'une radiation homogène soit identique à celle d'un rayonnement hétérogène de même longueur d'onde efficace ».

C'est MOLISCH [161], [162], qui a le premier essayé d'appliquer

(1) Voir pourtant RICHTER [196].

(2) Nous prions le lecteur de s'y reporter.

des sels de Radium et l'émanation de Radium à des bourgeons de plantes à l'état de repos. Il a obtenu sensiblement les mêmes résultats qu'avec les méthodes de forçage alors connues. Départ de la végétation impossible en septembre-octobre, reprise facile au début de l'hiver, traitement inutile ou nuisible à partir du mois de janvier, la mise en serre étant alors suffisante pour amener une reprise rapide de la végétation. Certaines espèces, telles que *Gingko biloba*, *Fagus silvatica* se sont montrées réfractaires. Les doses utiles sont de 1,84 à 3,45 millicuries-émanation (pendant 24 à 72 h.).

MOLISCH interprète ces résultats en supposant une action activante de l'irradiation sur les ferments qui entrent en jeu pour amener le départ des bourgeons.

WEBER [239] a entrepris de semblables expériences sur des bourgeons de *Syringa vulgaris* ; il les a irradiés au mois d'octobre ou de novembre avec des doses de rayons X variant de 26 à 150 H. Toutes ces doses furent efficaces. Le maximum d'effet fut obtenu avec 150 H ; cinq jours après l'irradiation, les bourgeons commençaient déjà à se développer. Dans les autres expériences, la date de l'ouverture du bourgeon fut fonction de la dose. Elle fut d'autant plus tardive que l'intensité du rayonnement avait été plus faible.

Ces résultats ont été confirmés par ESDORN [63], (forçage des bourgeons de Hêtre) et par REISS [194] (Lilas) par WEBER et BERSA [241] (bourgeons d'*Utricularia*).

Les auteurs, pour expliquer ces faits, admettent une excitation du développement. REISS croit cependant que les rayons ne provoqueraient pas des mitoses, qu'il y aurait au début une simple augmentation de volume et un allongement des cellules qui amèneraient le déploiement du bourgeon.

D'autre part, WEBER constate que l'ouverture des bourgeons se produit d'autant plus facilement que la dose est plus forte et, dans le cas de fortes doses (150 H) (1) il note la présence d'un foyer nécrotique situé, chez le Lilas, dans une zone très riche en oxalate de Ca et qui cause rapidement la mort du bourgeon. Ces observations

(1) L'unité H a une mesure biologique basée sur l'érythème de la peau irradiée (HOLZKNECHT) ou sur l'effet dépilatoire (SABOURAUD et NOIRÉ). On obtient une dose de 5 H en irradiant une pastille de platino-cyanure de Ba (Jaune vert) jusqu'à ce qu'elle prenne une teinte brune dite teinte B (SABOURAUD).

conduisent WEBER à abandonner l'hypothèse de l'excitation et à reprendre celle des nécrohormones dont nous avons déjà parlé (voir p. 77). Ces corps, engendrés par les tissus lésés, exciteraient la division cellulaire des tissus restés sains, ce qui amorcerait le développement.

Dans une thèse récente, Mme LALLEMAND [134] fournit une étude très poussée de l'action des rayons X (de 0,13 à 0,25 U.Å.) sur la germination. Elle groupe tous les faits ci-dessus sous le nom de « phénomènes de pseudo-excitation ». Il lui apparaît difficile d'expliquer l'épanouissement prématuré des bourgeons irradiés par une action excitante des rayons X. Elle a observé, en effet, sur des lentilles, des phénomènes analogues qui doivent être expliqués tout autrement (p. 208). « L'irradiation des germes de *Lens esculenta*, de 10 mm. de longueur de tige, par une dose de 8 à 13 H, la racine étant protégée par une lamelle de caoutchouc plombé, détermine le développement des deux bourgeons situés au bas de la tige, près des cotylédons. Ce fait ne doit pas être interprété comme un phénomène d'excitation cellulaire directe, mais comme un phénomène de suppléance consécutif à la lésion de la tige ». De là, la conclusion générale : « L'action biologique de faibles doses de rayons X ne se traduit pas sur les plantes comme la plupart des auteurs l'ont défendu, par une accélération du développement cellulaire ».

Résumant des faits analogues, LACASSAGNE [128] conclut : « On peut dire qu'il n'existe aujourd'hui aucun fait qui établisse une action excitante directe des rayonnements à faible dose ».

Les résultats établis par Mme LALLEMAND présentent les plus sérieuses garanties expérimentales et ne sauraient être contestés.

Est-ce à dire qu'ils résolvent entièrement la question ? il ne le semble pas. En effet, les conditions dans lesquelles l'auteur travaille sont fort différentes de celles qui nous occupent ici. Dans l'expérience que nous venons de citer, il s'agit de l'irradiation de graines déjà germées, en pleine croissance. Or, nous avons vu à plusieurs reprises que les agents de forçage, non seulement pendant la période de vie active mais pendant celle de l'« après-repos » étaient inefficaces ou nuisibles. Donc l'expérience citée prouverait au contraire que les rayons X se comportent à l'époque considérée, comme les agents de forçage que nous avons déjà étudiés. Il convient d'ajouter que Mme LALLEMAND a irradié également des

graines sèches ou gonflées à l'eau et que le résultat de ces recherches est que « les rayons X ne modifient pas la vitesse d'apparition du germe. L'action des doses moyennes et fortes se manifeste par un retard ou un arrêt de croissance ».

Malheureusement, il s'agit de graines déjà prêtes à germer (donc au stade de l'« après-repos ») et là encore l'expérience n'est pas probante. De nouvelles recherches sont donc à entreprendre sur des graines fraîches, non susceptibles d'entrer en germination dès qu'elles sont placées dans un milieu favorable.

Malgré ces réserves, il est probable que l'hypothèse de WEBER est vraiment fondée, et qu'il s'agit, dans le cas de forçage des bourgeons, d'une stimulation de croissance due à une multitude de radiolésions microscopiques. Nous avons déjà fait allusion en effet, à une méthode de forçage qui consiste à faire agir sur la plante au repos certains traumatismes. Il convient d'en dire ici quelques mots avant d'aborder l'étude du forçage par les agents chimiques.

CHAPITRE V

FORÇAGE OBTENU PAR TRAUMATISMES

C'est WEBER [230], [231], qui paraît être l'initiateur (1) des techniques de forçage par traumatismes. Son procédé consiste à piquer à leur base des bourgeons de divers végétaux ligneux au début de la période de l'« après-repos ». Dans certains cas il injecte au même point de l'eau de source à l'aide d'une seringue Pravaz. Il réussit de cette manière à avancer de plus de trois semaines les bourgeons de *Tilia platyphylla* et de *Syringa vulgaris*. Chez ces deux plantes, la lésion sèche suffit à provoquer une avance de la poussée végétative. Chez *Acer platanoides*, *Fagus silvatica*, la piqûre simple reste inefficace et l'avance obtenue est peu importante. Au cours de l'application de cette technique, c'est la blessure des tissus qui paraît à WEBER l'agent le plus actif.

JESENKO [100] constate également l'efficacité de piqûres ou d'entailles à la base des bourgeons.

PORTHEIM et KÜHN [186] remplacent la piqûre par l'ablation des écailles superficielles des bourgeons (2).

Au cours de ses essais de forçage du Hêtre en lumière continue (v. p. 23) KLEBS [118] sectionne la partie apicale de bourgeons, les réduisant ainsi du cinquième ou du tiers de leur longueur. Les jeunes arbres pourvus de leurs bourgeons amputés sont ensuite portés dans une enceinte où règne un éclairage constant. Les bourgeons sectionnés le 21 septembre ont éclos 21 j. après.

(1) GASZNER signale pourtant MÜNTZ (1878) sans autres références.

(2) Je ne puis donner de détails sur cette technique, n'ayant pas pu découvrir à Paris le travail de ces auteurs, que je ne connais que par des références.

Un autre traitement ayant été pratiqué le 17 octobre, l'éclosion commence au bout de 17 j. KLEBS établit, par des mesures micro-métriques que le réveil de l'activité de croissance des tissus se fait dans les premières 24 à 48 heures d'exposition à la lumière continue. Rapidité tout à fait remarquable. L'auteur constate que le départ des bourgeons est facile à obtenir en septembre et se fait plus malaisément en décembre. Observation qui corrobore une fois de plus ce que nous avons déjà vu à ce sujet.

Par la suite MARCA [144] obtient de remarquables effets de la « méthode par piqûre » de WEBER, appliquée à des arbres fruitiers qui fournissent ainsi des fruits très précoces.

Là-dessus, WEBER [237] instaure une nouvelle technique dite « par compression ». A l'aide d'une pince, il comprime pendant une minute des bourgeons terminaux de rameaux de *Syringa vulgaris* (Leur largeur passe de 6 à 4 mm.) Après cette opération, les bourgeons reprennent leur forme normale. Ils sont alors mis en serre (le 22 novembre) et éclosent 11 j. après. Seuls éclosent, sur les rameaux traités, les bourgeons préalablement comprimés.

Enfin, il y a lieu de signaler ici un procédé qui, à première vue, devrait être rangé parmi les techniques de forçage par les agents chimiques. Il s'agit du travail de RICHTER [196] : « Sur l'action de l'acide sulfurique concentré et des solutions concentrées de potasse comme agents de forçage ». Cette méthode consiste dans un trempage, d'une durée optimale de 20 sec., des rameaux couverts de bourgeons, dans l'un des deux liquides corrosifs. Un lavage immédiat à l'eau courante élimine ensuite l'agent actif. Puis, les plantes étant portées en serre, l'éclosion des bourgeons est avancée de plusieurs semaines.

Etant donné la courte durée de la corrosion, il ne saurait s'agir ici d'une action chimique du liquide employé. Il est fort probable que la surface des écailles des bourgeons est plus ou moins abîmée, et que ce traumatisme est le point de départ des effets observés. Cette hypothèse a d'ailleurs été soutenue par WEBER [240].

Comment expliquer le mode d'action de ces méthodes ?

Selon KLEBS, le fait de sectionner les bourgeons diminue la pression mécanique due aux écailles, et facilite la pénétration de l'oxygène et surtout de la lumière.

Comme nous l'avons vu précédemment, WEBER attribue les effets de diverses méthodes de forçage à une cause unique : la production dans les tissus de nécrohormones ou hormones de blessure. HABERLANDT [81] pense que « non seulement les blessures mécaniques conduisent à la formation de nécrohormones, mais encore les lésions de nature chimique ou thermique. On en vient à penser que l'effet des autres techniques de forçage pourrait avoir sa cause unique dans la formation de nécrohormones de croissance amorçant les mitoses. Toute excitation pourrait déclencher la poussée végétative, pourvu qu'elle soit assez intense pour amener la formation d'hormones mitotiques de traumatisme ».

Cette manière de voir, nous l'avons vu, déplace le problème et ne le résout pas. A supposer que de telles substances existent, il faudrait, non seulement les identifier, mais encore établir leur mode d'action. WEBER n'a pas vu que les méthodes de démonstration de HABERLANDT contredisent les expériences de RICHTER.

En effet, le promoteur des nécrohormones constate que l'excitation génératrice de mitoses disparaît à la suite du lavage des tissus (qui entraînerait l'hormone par dissolution) et RICHTER obtient le forçage après un lavage soigné des bourgeons lésés.

Signalons, d'autre part, qu'ULRICH (1) [218] ayant reproduit sur des fruits les expériences de HABERLANDT, a obtenu des résultats négatifs.

Est-il bien nécessaire d'imaginer cette substance hypothétique, l'hormone, dont l'activité serait spécifique ? Il est certain qu'au sein des tissus lésés ou détruits se produisent des réactions chimiques anormales, et les produits de ces réactions pourraient peut-être modifier l'équilibre du point végétatif. N'oublions pas que dans les cellules voisines de la blessure s'accumulent des phénols, des sucres, des acides organiques à fort pouvoir osmotique qui devraient par conséquent amorcer un appel d'eau (SCHILLING [203]). Là encore, la solution de la question réside dans une étude chimique des tissus végétaux modifiés par la blessure.

(1) Sur ces questions, on trouvera dans la thèse d'ULRICH (p. 152 sqq.) des indications précises et une bibliographie abondante.

B. TECHNIQUES DE FORÇAGE PAR LES AGENTS CHIMIQUES

Les méthodes de forçage qui impliquent l'emploi des agents chimiques présentent actuellement une grande extension. « Il n'y a peut-être pas de phénomène physiologique », affirme NIETHAMMER (A.) [174] (p. 264) en 1928, « chez lequel les différents stimulants aient été essayés d'une façon aussi précise ».

Beaucoup d'entre ces méthodes n'ont pas encore franchi le domaine du laboratoire, tandis que quelques-unes font partie des techniques horticoles couramment appliquées depuis le début de ce siècle.

Les agents chimiques de forçage appartiennent à tous les groupes de corps, tant minéraux qu'organiques. Une classification basée sur la parenté chimique des produits employés ne présenterait pas d'intérêt particulier. Il est préférable de donner un aperçu chronologique des découvertes accomplies dans cette voie.

La tableau ci-dessous, qui n'est sans doute pas complet, tient compte des investigations de GASZNER [68] et de DENNY [42]. Les procédés y sont classés d'après la date de leur apparition.

Dans l'exposé qui va suivre, je me suis borné à la description des principales techniques, en ne considérant que les travaux les plus importants.

Liste des agents chimiques de forçage.

Agents chimiques	Auteurs et date de publication
Ether et chloroforme.....	JOHANNSEN. 1896. 1900.
Br. C^2H^5Br . $C Cl^4$. (CH^2Cl) 2 . NH^4OH . essence. }	MC CALLUM, 1909 [141] (1).
C^2H^5I . C^2H^5Cl . CH^3Cl CH^3OH . $C^5H^{11}OH$. CH^3COCH^3 }	STUART. 1901 [212].
Fumée de tabac, de papier, de sciure.....	MOLISCH. 1911, 1916.
Acides, sels hypertoniques (injections)....	JESENKO. 1911, 1912. POPOFF. 1916. JACOBI. 1926.
Solution nutritive de KNOP.....	LAKON. 1912.
Eau oxygénée.....	APPLEMAN. 1914 [1], WEBER (Fr.) 1916.
MnO^2 , SO^4Cu , NO^3Na } KCl , $CO^3(NH^4)^2$ }	HOWARD (W.L.), 1915 [95].
Acétylène.....	WEBER. 1916.
Cyanure de potassium.....	WEBER. 1918, MATSUBARA, 1931. GASZNER et RABIN, 1929 [70].
Trempe dans SO^4H^2 , $NaOH$ concentrés .	RICHTER (2). 1922.
Nitrate de sodium.....	ROSA. 1923 [197].
Nitrate de potassium.....	NEWTON. 1923 [170].
Oxygène raréfié.....	BORESCH (3). 1924.
Huiles miscibles contenant de l'acide cré- sylique.....	HERBERT. 1924 [89].
Acide cyanhydrique.....	GASZNER. 1925.
Ethylène.....	ROSA. 1925.
Catalyseurs photochimiques.....	NIETHAMMER. 1925.
CH^2Cl-CH^2OH , thio-urée, etc.....	DENNY. 1926.
C^2H^5OH ; CH^3CHO ; $H-CHO$; $CH^3-CO-CHO$	BORESCH (4). 1926.
Ethylène, propylène.....	VACHA et HARVEY. 1927.
Sulfure de carbone.....	VAN DER GOOT. 1927. [220].
Composés organiques sulfurés.....	MILLER. 1931.
Hétéro-auxine.....	VEGIS. 1937. LEFÈVRE (J.). 1937.

(1) Les travaux des auteurs indiqués ici par une référence à l'index bibliographique n'ont pas été analysés dans le cours de ce travail.

(2) Méthode considérée comme relevant des traumatismes; étudiée précédemment p. 90.

(3) Cette méthode a été examinée à propos de l'étude du bain tiède.

(4) Même remarque.

CHAPITRE PREMIER

MÉTHODE DE FORÇAGE PAR L'ÉTHÉR ET LE CHLOROFORME.

C'est à W. JOHANNSEN [104] (1900), professeur à Copenhague, que revient le mérite d'avoir découvert la première méthode de forçage. A l'époque où, poursuivant les recherches de Cl. BERNARD [9], il exécute ses premières expériences (1890) l'horticulture utilisait uniquement les procédés de réfrigération que nous avons décrits précédemment. JOHANNSEN y a substitué un procédé beaucoup plus pratique : l'éthérisation, et les premières fleurs obtenues par cette méthode ont été présentées à l'Académie des Sciences de Copenhague le 17 novembre 1893. Les modalités d'application du procédé ont été décrites par l'inventeur en 1900 et complétées en 1906. Dans l'intervalle, en 1904, J. AYMARD [6] s'est livré à une mise au point sérieuse des détails techniques (1).

La méthode de JOHANNSEN consiste à faire agir, au moment du repos végétatif, sur des plantes préalablement arrachées, une dose déterminée d'éther ou de chloroforme vaporisé dans l'air, pendant un temps variable (24 ou 72 h.) Après ce traitement, les plantes sont portées en serre chaude et humide, où l'on obtient une avance importante du départ de la végétation.

Le succès de l'opération dépend de plusieurs facteurs.

Il y a lieu de considérer :

- 1^o La date du traitement.
- 2^o La dose d'anesthésique à employer.
- 3^o La température et la durée de contact avec l'agent actif.
- 4^o Les conditions de la culture ultérieure en serre.

(1) La première brochure de JOHANNSEN a été traduite en français par MAUMENÉ [147] et la technique a été commentée dans diverses revues : *Le Jardin* (1901). *Revue scientifique* (1903). *Revue générale des Sciences* (1904). *Biographie de JOHANNSEN*, par BAUR (1928) [9].

1^o *Période favorable au forçage.* — C'est ici que la subdivision de la période de repos en quatre phases proposée par JOHANNSEN prend toute sa valeur pratique. Prenons par exemple le cas du Lilas :

a) La phase dite « *avant-repos* » s'étend pour cet arbuste depuis le début de la formation des bourgeons jusqu'au milieu de l'été. Le forçage peut alors être pratiqué. En fait, on obtient de bons résultats en éthérisant des Lilas (Var. « Charles X ») dans les premiers jours d'août. Les fleurs se développent entre le 1^{er} et le 15 septembre.

b) La seconde phase, ou « *repos vrai* » (Mittelruhe) s'étend depuis la fin de l'été jusqu'à la fin d'octobre. Le forçage est pratiquement impossible. Il est intéressant d'examiner les modifications que subissent les plantes si l'on tente une éthérisation pendant cette période.

Les Lilas étant mis en serre « on constate que les petits bourgeons foliaires de la base de la plante, ainsi que les bourgeons dormants de la même région se développent complètement, tandis que les bourgeons supérieurs restent inchangés. Si l'on détache toutes ces pousses de la base, les bourgeons apicaux ne présentent pas pour cela les moindres signes de développement » [104] (p. 24).

Ici, un rapprochement s'impose avec certains phénomènes observés par R. COMBES [22] au cours de son étude sur le forçage de *Fagus silvatica* par la chaleur humide (sans éthérisation préalable).

« Il a été constaté que chez les individus soumis au forçage très tôt, entre le 30 novembre et le 11 janvier, les premiers bourgeons qui s'ouvrent sont localisés à la partie inférieure des pieds. Souvent, deux ou trois de ces bourgeons prennent un développement rapide et produisent des tiges feuillées de grande dimension tandis que tout le reste de la plante demeure en vie latente pendant plusieurs semaines... Certains des rares bourgeons qui se développent pendant les premières semaines ne sont pas des bourgeons normaux, mais des bourgeons adventifs. Tandis que la presque totalité des bourgeons normaux demeurent en vie latente, des bourgeons nouveaux naissent au voisinage de ces derniers et se développent immédiatement ».

On voit qu'il y a un parallélisme frappant entre les phénomènes observés par COMBES sur le Hêtre et les remarques précédentes de JOHANNSEN. Et, comme ce dernier n'indique pas qu'il ait étudié des Lilas « témoins » non éthérisés à la même époque, on en vient à penser

que les phénomènes observés par lui sont à attribuer à la seule action de la chaleur humide et que l'éthérisation n'y a point de part. Cette même remarque est probablement valable pour quelques faits analogues cités par JOHANNSEN (1) (p. 39 sqq.) et qui concernent *Fagus silvatica*, *Convallaria maialis*, *Carpinus betulus*.

Convallaria maialis étant éthérisé pendant le repos vrai, les gros bourgeons floraux ne sont pas modifiés par la culture en serre, mais de très petits bourgeons de base, qui normalement ne se seraient pas développés, donnent une ébauche de développement et s'arrêtent au stade bourgeons d'hiver. Dans les mêmes conditions, chez *Carpinus betulus* à la base d'un bourgeon normal en naît un second qui prend à peu près la taille de son voisin. Lorsque chaque bourgeon est ainsi jumelé « l'action de l'éther cesse de se manifester, et tous les bourgeons restent à l'état de repos ».

JOHANNSEN ne donne de ces faits aucune explication.

R COMBES [23] interprète ses observations (citées plus haut) sur le Hêtre de la façon suivante :

« Ces faits tendraient à faire supposer que le travail métabolique de reprise de la vie active commence dans la tige et la racine et non dans les bourgeons ; l'état des bourgeons normaux ne paraissant pas permettre leur développement, ce sont des bourgeons nouvellement formés qui assimilent les substances de l'axe devenues utilisables. Il semble que la vie active ait déjà repris dans la tige, que tout y soit prêt pour permettre le développement des bourgeons, et que le retard provienne des bourgeons eux-mêmes ». Pour établir ce fait, on pourrait par exemple pratiquer des éthérisations locales sur des rameaux d'un même arbre situés à différentes hauteurs. Aux périodes de repos vrai, on verrait éclore les bourgeons de base, et progressivement les éthérisations montantes deviendraient efficaces.

On aurait affaire à une préparation chimique du réveil de la végétation qui s'effectuerait dans un sens basifuge. Il serait intéressant également d'essayer de stimuler la poussée des racines. Signalons enfin que la phase « repos vrai » a une durée variable avec les espèces. Chez *Salix acutifolia*, elle est extrêmement courte

(1) Cf. WEBER [234] (p. 315). Chez *Fraxinus excelsior* les bourgeons insérés très bas éclosent plus facilement et plus tôt en serre que les bourgeons terminaux (en décembre, jusqu'au 10 janvier).

(quelques jours). D'ailleurs, cette phase étant définie par la non-réaction aux anesthésiques il est permis de se demander (comme nous l'avons déjà fait) si d'autres agents de forçage ne pourraient pas intervenir efficacement. C'est ce que l'expérience a démontré (voir plus loin l'action de l'acétylène sur *Fagus* en plein « repos vrai » selon JOHANNSEN).

c) La troisième phase ou « *après-repos* » s'introduit progressivement et dure chez le Lilas jusque vers la fin de décembre ou le début de janvier. Cette phase est éminemment favorable au forçage par les anesthésiques. C'est ainsi que le Lilas ainsi traité fournit en serre des fleurs bien développées en trois semaines environ. La plupart des plantes horticoles réagissent très bien, à l'exception de beaucoup de plantes bulbeuses. Des arbres tels que le Hêtre, le Chêne, le Frêne, se montrent très récalcitrants, comme nous avons déjà eu l'occasion de le constater à propos d'autres méthodes.

d) La quatrième phase est celle de l'« *inactivité forcée* ». La plante est alors capable d'entrer en état de vie active dès qu'on lui fournit les conditions de température et d'humidité qui lui sont nécessaires et qui sont précisément réalisées dans la nature au début du printemps (ou un peu avant). En plein air, c'est le froid de l'hiver qui constitue à ce moment le seul obstacle à l'éclosion des bourgeons « prêts à partir » (AYMARD).

Au cours de cette dernière phase l'éthérisation devient inutile ou n'a plus que des effets nuisibles. La seule culture en serre tiède et humide produit des effets rapides ou immédiats. La lumière qui règne à cette époque, en France du moins, est suffisante pour assurer une poussée végétative normale.

Si nous jetons un coup d'œil d'ensemble sur les quatre phases du repos d'après JOHANNSEN, nous constatons avec lui que, même en se limitant à une seule espèce, les phases du repos ont une durée variable qui peut dépendre des conditions climatiques ou de l'intervention humaine.

C'est ainsi que le passage des plantes à l'« après-repos » peut être accéléré en arrachant les plantes à la fin de l'été et en les laissant séjourner dans un lieu sec où leurs feuilles se flétrissent et tombent. D'autre part nous avons vu que l'action des gelées de l'hiver facilite l'éclosion des bourgeons lors de la culture ultérieure en serre en sorte que l'action de l'anesthésique est grandement facilitée chez les

plantes ayant subi un long séjour au froid. La dose de produit à employer en sera réduite d'autant, en sorte que, résumant ces faits, on en peut tirer ce que J. AYMARD appelle « Les lois du forçage ». Voici d'après cet auteur, les deux premières lois :

LOI I. — « *Les anesthésiques ont sur les végétaux une action qui produit dans la suite les mêmes effets que la gelée et la sécheresse.* »

LOI II. — « *L'action des anesthésiques sur les plantes est en raison inverse du nombre des gelées reçues* ».

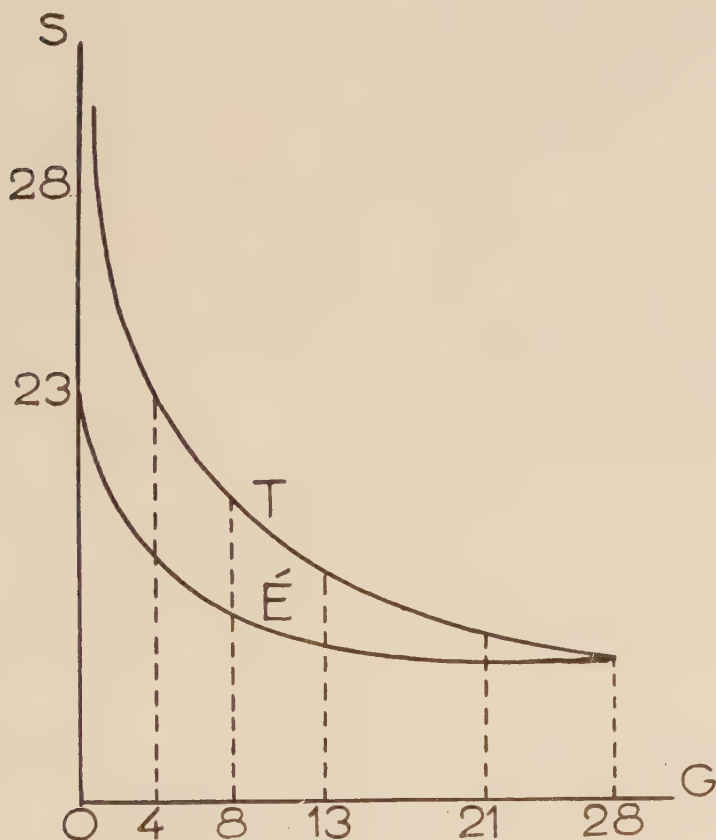


Fig. 2. — Schéma indiquant le nombre de jours gagnés par la culture en serre après éthérisation du Lilas (d'après J. AYMARD). S, durée de séjour en serre nécessaire pour atteindre la floraison ; G, nombre de gelées subies par les plantes avant tout traitement. É, plantes éthérisées ; T, plantes cultivées en serre.

Cette proposition est traduite schématiquement par le graphique (Fig. 2).

La courbe supérieure indique que les plantes témoins cultivées en serre fleurissent au bout d'un temps indéfini si elles n'ont pas subi de gelées. La comparaison des ordonnées des deux courbes montre le nombre de jours gagnés par l'emploi de l'éther.

Au point où les courbes se rejoignent, l'éthérisation devient inutile, les froids de l'hiver ayant produit tout leur effet, équivalent à celui de l'anesthésique. A ce moment, les plantes sont en état « d'inactivité forcée ». Comme l'action de l'agent chimique s'ajoute à celle des gelées reçues, les doses de vapeur d'anesthésique et la durée de leur action peuvent être progressivement réduites lors des forçages tardifs.

Autrement dit :

L'action des gelées et celle des anesthésiques sont additives et complémentaires.

2^e Doses d'anesthésiques.

Nous venons de voir que la dose d'éther ou de chloroforme à employer est variable suivant l'époque où l'on opère et suivant les gelées subies par la plante avant le début du traitement. Il convient aussi de considérer l'espèce à laquelle on s'adresse et d'établir expérimentalement dans chaque cas les doses convenables. JOHANNSEN et AYMARD ont ainsi fixé les doses moyennes convenables aux plantes horticoles les plus courantes. A titre d'exemple, *Syringa vulgaris* (Var. Souvenir de L. Späth) exige une dose de vapeur correspondant à 40 gr. d'éther par hectolitre d'air; le Muguet, 30 à 35 gr.; les Tulipes, 20 à 25 gr., appliqués seulement après la poussée des racines et lorsque l'appareil aérien atteint environ 2 cm. Les essais d'éthérisation pratiqués en plein repos n'ont donné aucun résultat.

L'emploi du chloroforme, équivalent par ses résultats, nécessite des doses plus faibles. A ce point de vue, 9 gr. de chloroforme correspondent à 40 gr. d'éther.

Dans l'ensemble, de faibles quantités d'agent chimique ne donnent aucun résultat. Les doses trop fortes produisent rapidement des lésions, et la dose utile est toujours très voisine des doses toxiques ou létales.

GASZNER [68] note que dans bien des cas, l'état de repos, différent chez les diverses parties d'un même végétal, rend impossible

une action de forçage uniforme. Chez *Convallaria* les feuilles sont forcées par de plus faibles doses, mais elles sont abimées plus facilement que les fleurs. Au contraire, chez *Corylus*, *Forsythia*, et beaucoup d'autres plantes, l'éclosion des bourgeons foliaires demande des doses si fortes qu'elles tuent les bourgeons à fleur. En outre, sur la même plante, on note des différences de sensibilité suivant les régions : chez *Corylus* la partie apicale des chatons mâles est plus facile à forcer, mais plus sensible que la région basale.

AYMARD s'est efforcé de classer les plantes suivant leur sensibilité à l'action des anesthésiques. Il pense que le forçage est d'autant plus difficile que les tissus protecteurs des bourgeons sont plus développés, rendant par là les points végétatifs moins accessibles aux vapeurs. Par ordre de sensibilité croissante aux anesthésiques, AYMARD distingue : Vigne, Deutzia, Lilas, Rosier.

Faut-il rattacher à cette constatation le fait que des plantes telles que le Hêtre n'ont pu être forcées par les anesthésiques ? Il est difficile d'en décider, mais on est tenté d'attribuer ces insuccès à d'autres causes, car il est peu croyable qu'en augmentant suffisamment les doses de produits (ou la durée de leur action) on n'arrive pas à les faire diffuser dans les tissus. JOHANNSEN a supposé à ce sujet que, l'évolution des bourgeons de Hêtre étant très lente, l'action de l'éther se dissipe bien avant que la mise en marche de leur éclosion puisse s'accomplir en serre.

Quoi qu'il en soit, AYMARD a résumé son hypothèse sous la forme suivante :

LOI III. — *L'action des anesthésiques sur les plantes dépend de la protection de leurs bourgeons.*

Cette proposition implique que la pénétration de l'éther se fait au niveau des bourgeons. Ce mécanisme paraît établi par deux expériences :

La première consiste, avant éthérisation, à isoler quelques bourgeons des rameaux qui les portent au moyen d'un tube scellé (DENNY et STANTON [56]). Dans la suite, les bourgeons ainsi soustraits aux vapeurs actives ne se développent pas en serre.

La seconde expérience, contre-épreuve de la première, est réalisée par l'éthérisation isolée de quelques bourgeons. Seuls les bourgeons traités se développent en serre, tandis que le reste de la plante conserve son aspect hivernal.

3° *Température et durée de contact avec l'agent actif.*

L'action des anesthésiques dépend de la température. Pour le Lilas, le rendement floral est maximum à 24° C, pour un séjour de 48 heures dans la vapeur d'éther à la dose de 0,35 gr. par litre d'air. Au-dessus de 24° C, l'action de l'éther devient rapidement nocive. Elle est mortelle à 30°.

Il y a donc lieu de considérer un seuil, un optimum, un maximum d'action. Une telle influence de la température sur une action biologique est tout à fait classique.

Quant au séjour des plantes dans la vapeur active, il varie de 24 à 72 heures, la durée de 48 h. est la plus fréquemment adoptée.

A ma connaissance, aucune expérience n'a été entreprise en vue de savoir si l'action des fortes doses agissant rapidement était équivalente à celle de faibles doses avec longue durée de contact.

4° *Conditions de la culture ultérieure en serre.*

JOHANNSSEN a d'abord admis que l'action de l'éther ne se conservait pas et que les plantes devaient être portées en serre immédiatement après le traitement.

Les expériences effectuées par des horticulteurs danois et allemands ont conduit JOHANNSSEN [104] à renoncer à cette manière de voir. Il a alors admis que, grâce à cette latence d'action, les plantes pouvaient attendre plusieurs semaines la mise en serre. Les techniciens de la région parisienne n'admettent pas actuellement une telle latence d'action. Pour eux, les plantes doivent séjourner au grand air un temps juste suffisant pour éliminer la vapeur d'éther en excès et être portées en serre aussitôt après.

Pour JOHANNSSEN, l'éthérisation permet d'abaisser notablement la température des serres. Pourtant l'industrie horticole parisienne préfère porter la serre à une température extrêmement élevée (31-37°) afin d'obtenir des fleurs dans le minimum de temps.

L'humidité de la serre doit être saturante, la nature du sol n'a aucune importance (pour le Lilas du moins).

JOHANNSSEN [104] remarque que chez *Cytisus Laburnum*, les Rosiers, et beaucoup d'autres plantes qui exigent beaucoup de lumière pour se développer, la période de repos est susceptible d'être abrégée par éthérisation, mais alors on est contrecarré par le manque de lumière qui sévit, particulièrement en Danemark, pendant les mois d'hiver. JOHANNSSEN souhaite que l'on puisse fournir

à de telles plantes la lumière qui leur est nécessaire au moyen de sources artificielles. La mise au point d'un tel procédé a été réalisée il y a quelques années dans l'industrie au moyen de lampes électriques dont l'émission est filtrée par des écrans appropriés. (1). L'éthérisation, dans beaucoup de cas, n'est même plus nécessaire.

Signalons enfin que JOHANNSEN a pu utiliser l'éther en solution dans l'eau comme agent de forçage. La dose à employer doit être 22 fois plus forte en solution que par évaporation dans l'air. Les plantes sont immergées dans ce milieu. Il y a lieu de remarquer qu'une telle expérience détruit l'hypothèse que le mode d'action de l'éther consiste dans une déshydratation des tissus.

(1) De beaux spécimens de roses et d'autres plantes ainsi cultivées ont été présentés au pavillon de la lumière de l'Exposition internationale, 1937.

CHAPITRE II

TECHNIQUE DE FORÇAGE PAR LA FUMÉE

(1911 ; reprise en 1916).

Je me suis étendu à dessein sur l'action des anesthésiques employés comme agents de forçage. C'est en effet la technique la plus employée et je l'ai utilisée au cours de mes recherches personnelles. Les indications concernant les autres techniques seront plus brèves.

D'après MOLISCH [163] si des rameaux de végétaux ligneux à la phase de l'après-repos sont abandonnés 24 à 48 h. dans une enceinte close saturée de fumée, puis cultivés en serre à la lumière, le départ de la végétation des rameaux ainsi traités est avancé de une à trois semaines sur celui des témoins. Les résultats obtenus sont favorables avec diverses espèces telles que *Syringa vulgaris*, *Corylus avellana*, etc...

Il n'y a aucune différence entre l'action des fumées de diverses origines (papier, sciure, tabac). La durée de l'action ne doit pas dépasser deux jours, sous peine d'amener des lésions. MOLISCH rapproche ces résultats de ceux qu'il obtient par le trempage dans un bain d'eau tiède. Il suppose que l'agent actif de la fumée pourrait être l'éthylène ou l'acétylène (Ne serait-ce pas plus probablement le formol ?)

CHAPITRE III

TECHNIQUE DE FORÇAGE PAR LES SELS NUTRITIFS (1912).

Les expériences et les hypothèses de KLEBS sur les phénomènes de périodicité annuelle ont été exposées et discutées dans les premiers chapitres de ce travail (v. p. 21). On se souvient que cet auteur attribue une influence décisive à la composition du sol sur le rythme végétatif. Par diminution ou augmentation de la teneur du sol en sels nutritifs, il a pu, en effet, provoquer à volonté chez différentes plantes un échange périodique de repos et de croissance. Là-dessus, LAKON [131] a réussi à obtenir une avance de la végétation chez diverses plantes en leur fournissant un substratum riche en sels.

LAKON, nous l'avons vu, considère avec KLEBS les solutions nutritives comme des excitants de l'activité des ferments rendus inactifs par l'accumulation dans les tissus de substances organiques. Un fait s'inscrit contre cette hypothèse. On sait en effet que la culture en serre consécutive au traitement par les anesthésiques se fait d'ordinaire sur un sol très pauvre (sable, machefer) et l'apport de sels ne provient guère que de l'eau d'arrosage. Il faut donc admettre que la plante possède au moment de l'opération la quantité de sels nécessaires à son développement. Et on ne voit pas alors, pourquoi l'action excitante imaginée par LAKON ne se produit pas d'elle-même. Si l'on veut conserver l'hypothèse de l'activation des ferments, il faut admettre que ceux-ci seraient stimulés, soit par les anesthésiques, soit par une *hypernutrition* minérale.

Remarquons que cette méthode ne s'inscrit pas dans les techniques de forçage telles que nous les avons définies. En effet, le développement des plantes se produit ici au contact avec le stimulant, la teneur du sol en sels nutritifs étant un facteur naturel de la croissance normale, au même titre que la lumière comme agent physique. Pour la clarté de l'exposition, il m'a semblé préférable de rappeler ici ce procédé après l'avoir décrit au cours de l'étude de la périodicité annuelle.

CHAPITRE IV

TECHNIQUES DE FORÇAGE PAR TREMPAGE OU PAR INJECTIONS DE SUBSTANCES DIVERSES

Dans ce chapitre s'inscrivent une série de travaux beaucoup moins importants que les précédents par leurs résultats et qui seront mentionnés brièvement.

La méthode de WEBER [230] consiste, on l'a vu, à pratiquer des piqûres à la base des bourgeons au repos. Dans certains cas, l'auteur injecte au même point un peu d'eau de source à l'aide d'une seringue Pravaz. L'avance d'éclosion obtenue par rapport aux témoins est de trois semaines environ.

JESENKO [100] a entrepris deux séries de recherches. A l'aide d'un appareil spécial créant une surpression d'une atmosphère, il a injecté diverses solutions diluées à la base de rameaux coupés. Les produits employés sont l'eau pure, l'éther ou l'alcool plus ou moins dilués. En dépit de quelques succès, la méthode s'est avérée utile dans certains cas. Par exemple chez « *Vitis vinifera* au stade de l'« après-repos » l'alcool à 5 %, l'éther à 0,1 %, amènent en trois semaines l'éclosion des bourgeons.

Par la suite, JESENKO [101] a cherché à forcer des rameaux coupés par des bains dans différentes solutions aqueuses à 12-14°. Les produits essayés comprennent divers acides (sulfurique, chlorhydrique, tartrique), l'éthanol. Le trempage étant effectué vers le 30 novembre, on obtient une avance d'éclosion de 7 à 9 jours des rameaux traités par rapport aux témoins.

Les expériences de RICHTER [196] qui consistent à tremper des rameaux dans l'acide sulfurique concentré ou la potasse caustique ont été décrites précédemment. On sait qu'elles réussissent à provoquer des traumatismes sur les organes traités.

POPOFF [184] [185] a obtenu de faibles avances du départ de la

végétation en injectant à la base des bourgeons à fleur 0,25 cc. de solutions variées, hypotoniques ($MgCl_2$ à 40‰, $NaCl$ à 20‰). Les résultats les plus nets sont obtenus chez les *Cyc'amen* par des injections répétées trois à quatre fois de $MgCl_2$ à 30‰ ou d'éther dans les tubercules.

Les fleurs obtenues par ces procédés sont particulièrement bien développées et colorées.

JACOBI [91] a répété les expériences de ses prédécesseurs en injectant à la base des bourgeons de *Syringa* des solutions décimales de chlorures de K, Ca, Na, Mg.

Ces produits, qui ont hâté l'éclosion, ont aussi une action accélératrice sur la croissance des organes les plus variés : feuilles développées de *Syringa*, germination de grains de pollen, de graines de *Phaseolus vulgaris*, etc... Ce sont les sels de potassium qui agissent le plus intensément et le plus longtemps.

CHAPITRE V

TECHNIQUE DE FORÇAGE PAR L'ACÉTYLÈNE

A la suite de son travail sur l'action de la fumée, MOLISCH [163] indique, sans y insister, avoir essayé avec succès les agents de forçage suivants :

Gaz d'éclairage, vapeurs de thymol, d'hydrate de chloral, de camphre, de naphthaline, d'acétone. Enfin l'acétylène.

A la même date (7 janvier 1916) WEBER [234] publie une étude étendue sur les effets de ce dernier gaz : l'acétylène, dont il a étudié le mode d'action sur diverses plantes à l'état de repos. L'auteur s'adresse à des rameaux de plantes considérées comme faciles à forcer (*Syringa*, etc.) à la phase d'« après-repos ». Les modalités de traitement sont analogues à celles du forçage par l'éther. Les indications sur la dose active de C^2H^2 sont peu précises. En moyenne la quantité de gaz correspondant à 0,6 gr. de carbure de calcium par litre d'air sont favorables (1) vers 14° (ou à des températures plus basses). La durée du séjour dans le mélange air-acétylène varie de une à trois fois 24 h. Les plantes étant mises en serre après ce traitement (2), on note un développement appréciable des bourgeons à fleurs et à fruits au bout de deux semaines environ. Les plantes à feuilles persistantes (*Camelia*, *Azalea*) n'étant pas endommagées par l'acétylène, le traitement peut leur être appliqué avec succès.

De plus, WEBER a pratiqué quelques essais avec des gaz tels que N, H, CO^2 , mélanges d'air et d' NH^3 , H-CHO, sur des rameaux de Lilas. La période de repos est notablement raccourcie par ces procédés (en particulier par le traitement à l'azote).

D'après ces résultats, l'auteur conclut que le mode d'action

(1) L'auteur enferme les organes dans des enceintes mal closes, ce qui l'oblige à renouveler une fois par jour la provision de gaz actif. D'où, grande incertitude sur les quantités d'acétylène réellement mises en jeu.

(2) L'eau tenant en dissolution de l'acétylène n'a donné aucun résultat.

des agents utilisés, acétylène, ou autres gaz, se ramènerait à une anaérobiose temporaire, en relation avec la théorie de l'asphyxie de VERWORN. Nous aurons l'occasion de discuter cette question ultérieurement.

Dans un second travail, WEBER [233] a essayé d'appliquer l'action de l'acétylène à des végétaux d'ordinaire réfractaires au forçage : *Fraxinus excelsior*, *Quercus* sp., *Tilia* sp., et surtout *Fagus sylvatica*. Les résultats qui concernent cette dernière plante, dont il a été déjà si souvent question dans ce travail, sont particulièrement intéressants.

Pas plus que ses devanciers, WEBER n'obtient le développement complet des rameaux de Hêtre traités par l'acétylène et cultivés par la suite sur eau de source. Il note pourtant que le résultat est d'autant meilleur que la durée du séjour dans l'acétylène est plus prolongée. Cela étant, il force de jeunes Hêtres (d'une taille d'environ 80 cm.) cultivés en pot en faisant séjourner la plante entière pendant cinq jours dans le mélange d'air et d'acétylène.

La mise en serre étant effectuée le 13 janvier, l'éclosion des bourgeons commence le 28 janvier et le 20 février les feuilles sont complètement développées. Les témoins mis en serre à la même date ne donnent les premiers signes d'éclosion que le 28 février. L'avance du départ de la végétation par rapport aux témoins est donc de un mois.

Les autres espèces étudiées ont, elles aussi, fourni des résultats très favorables.

A partir de ses expériences sur le Hêtre, WEBER [232] conclut que, contrairement aux hypothèses de KLEBS, l'insuffisance de la lumière ou celle de l'humidité ne sont pas responsables du repos persistant des bourgeons de Hêtre en hiver. Nous aurons à discuter ces questions ultérieurement.

WEBER a précisé quelques propriétés du traitement à l'acétylène qui peuvent être rapprochées de celles de l'éthérisation :

- 1° L'acétylène agit d'une façon strictement locale.
- 2° L'action de l'acétylène est efficace même à des températures inférieures à 10°.
- 3° L'action de l'acétylène se conserve latente pendant un certain temps.

Forçage à l'eau oxygénée.

Incidemment, WEBER [233] a donné quelques indications sur quelques essais de forçage à l'eau oxygénée. Il a pu raccourcir notablement la période de repos de rameaux coupés de *Tilia* sp. par trempage de ceux-ci dans une solution à 10% d'eau oxygénée du commerce pendant 24 heures, à la température ordinaire. L'auteur note, pendant le traitement, un dégagement de bulles gazeuses qui n'a pas lieu si les tissus ont été tués au préalable par la cuisson.

WEBER n'indique pas d'hypothèse sur le mode d'action de l'eau oxygénée ; il suppose, évidemment, que des oxydations doivent se produire au niveau du protoplasme.

Ce procédé contredit, à ce qu'il semble, les opinions de ceux qui s'efforcent de faire de l'anaérobiose la cause efficace du réveil de la végétation lors de l'emploi des agents physiques ou chimiques. WEBER qui a fortement soutenu l'hypothèse de l'asphyxie de VERWORN au sujet de l'action des narcotiques ne s'est pas soucié d'inclure l'action de l'eau oxygénée dans une théorie d'ensemble.

Rappelons ici les faits établis à propos de l'étude du bain chaud par BORESCH. Cet auteur n'a obtenu aucun effet de forçage en employant un bain d'eau tiède renfermant de l'oxygène sous pression. L'oxygène doit donc être combiné à l'eau pour avoir toute son activité sur les tissus.

Nous allons examiner maintenant une technique où intervient un inhibiteur typique des processus d'oxydation, l'acide cyanhydrique.

CHAPITRE VI

TECHNIQUES DE FORÇAGE PAR L'ACIDE CYANHYDRIQUE ET LES CYANURES

En 1918, WEBER [235] montre qu'un bain de plusieurs heures dans une solution convenablement diluée de cyanure de potassium permet de raccourcir notablement la période de repos de *Syringa vulgaris* au stade de l'« après-repos ».

GASZNER [66] [67] a employé avec succès l'acide cyanhydrique à l'état gazeux comme agent de forçage.

L'action optimale est obtenue à la dose de 1 volume p. 100 d'air pendant une heure seulement.

Cette méthode a donné d'excellents résultats avec les plantes habituellement soumises au forçage (*Syringa*, *Convallaria*, etc.) L'auteur note que la température à laquelle le traitement doit être appliqué a une importance primordiale. C'est ainsi que le forçage de *Convallaria* à 0° exige une concentration en acide cyanhydrique deux fois plus forte qu'à 20°. GASZNER ayant étudié comparative-ment les effets du bain tiède et du traitement à l'acide cyanhydrique constate la supériorité de cette dernière technique dont il a proposé l'application pratique (GASZNER et HEUER [69]).

En 1931, MATSUBARA [146] a appliqué avec succès le traitement à l'acide cyanhydrique pour provoquer l'éclosion des bourgeons d'*Hydrocharis Morsus-ranæ*. Il a comparé les effets de ce gaz à ceux de l'acétaldéhyde, de l'hydrogène, du séjour dans le vide. Ces trois dernières méthodes ne lui fournissent que 50% de succès. Il en vient à penser que les modifications respiratoires n'entrent en jeu que d'une façon restreinte au cours des phénomènes étudiés. Les résultats obtenus avec les produits en question rendent vraisemblable le fait que l'acide cyanhydrique, particulièrement, agirait sur les phénomènes d'assimilation au niveau des bourgeons.

CHAPITRE VII

TECHNIQUES DE FORÇAGE PAR LES AGENTS PHOTOCATALYTIQUES

Après les travaux de KLEBS [118] l'étude de l'influence de la lumière sur l'éclosion des bourgeons a marqué un long temps d'arrêt. On s'est contenté d'admettre que la lumière constituait un agent de forçage applicable à *Fagus* et *Carpinus*. Lors de leurs essais techniques, les auteurs se sont peu préoccupés du rôle que la lumière pouvait jouer au cours du développement en serre des plantes forcées.

NIETHAMMER (A.) [171] a repris cette question en 1925. Elle a tout d'abord montré que l'emploi de la lumière continue a une efficacité très générale sur le départ anticipé de la végétation. (*Corylus*, *Fagus*, *Carpinus*, *Magnolia*, etc...). Là-dessus, l'auteur a institué des expériences en vue d'établir si l'action de la lumière peut être renforcée par l'introduction de catalyseurs photochimiques, au sein des tissus des bourgeons à l'état de repos.

Ces corps se divisent en deux catégories :

- 1° Produits fluorescents organiques.
- 2° Sels de métaux lourds et dérivés anthracéniques (également fluorescents).

L'emploi de bains ou d'injections de colorants tels que l'éosine, l'érythrosine, le bleu de méthylène, a amené une certaine avance du départ de la végétation en lumière continue, par rapport aux témoins forcés par la lumière employée seule.

Dans la suite, NIETHAMMER [172] a établi que la chlorophylle et l'esculine, corps fréquents dans les tissus végétaux, présentent une activité identique à celle des catalyseurs précédents. Les faits concernant la chlorophylle sont particulièrement importants, car ils tendent à prouver que ce corps doit avoir dans la plante un mode d'action identique à celui des autres photocatalyseurs. Il devient

probable que la production de la chlorophylle, qui est si intimement liée à la présence de lumière, doit jouer un rôle dans les phénomènes biochimiques qui entraînent la reprise de la végétation.

Pour ce qui est des catalyseurs salins, l'auteur a essayé avec succès l'action des sels de manganèse et du sulfate de zinc.

D'autres travaux de NIETHAMMER [173] ont eu pour objet de généraliser les résultats de ses essais de stimulation chimique de la germination. Les catalyseurs qui ont accéléré ce processus se sont montrés favorables à l'éclosion des bourgeons.

S'agit-il vraiment, dans les expériences rapportées par NIETHAMMER, d'une action catalytique, ou bien les produits employés doivent-ils être rangés avec les autres agents chimiques de forçage ? Deux faits plaident en faveur de la première hypothèse :

1° Les produits essayés agissent à des doses extrêmement faibles (Eosine sol. aq. à 1 : 5000. Bleu de méthylène à 1 : 10.000 etc.)

2° Les plantes mises à l'obscurité après les injections ne présentent aucune modification de leur état de repos. Notons que l'action des agents photocatalytiques diminue progressivement au cours de l'après-repos, pour devenir nulle à l'époque de l'éclosion normale des bourgeons. Nous avons déjà rencontré ce caractère au cours de notre étude des techniques de forçage par les autres agents chimiques.

NIETHAMMER conclut de ses observations que la photo-sensibilité qui caractérise les bourgeons d'hiver pourrait être due à la présence, dans leurs tissus, à l'état normal, de catalyseurs photochimiques tels que la chlorophylle ou les sels de fer (1).

Comme les produits essayés perdent leur action au cours des traitements tardifs, il faudrait admettre que les réactions amenées dans les bourgeons par les catalyseurs qui s'y trouvent, atteignent finalement une intensité suffisante pour provoquer la poussée végétative, que la quantité de catalyseur soit ou non augmentée artificiellement. D'autres recherches seraient nécessaires pour démontrer si la lumière est vraiment l'agent primordial du forçage, en sorte

(1) NIETHAMMER s'est demandé si la méthode de LARON qui consiste à forcer des plantes à l'aide de solution de KNOP ne revenait pas pratiquement à introduire avec celle-ci un sel de fer comme catalyseur. Les résultats expérimentaux ne me paraissent pas décisifs.

que les autres agents ne seraient en quelque sorte que des remplaçants employés artificiellement pour mettre en marche la poussée végétative qui serait déclanchée à l'état normal par l'action de la lumière seule.

Les hypothèses proposées laissent bien des questions sans réponse.

Comment se fait-il, par exemple, que les Hêtres introduits en serre dès l'automne n'y peuvent pas se développer au printemps malgré la quantité de lumière qui leur est fournie ? De plus, on imagine mal comment la chlorophylle introduite artificiellement en solution aqueuse puisse avoir le même effet que celle fixée sur les chloroplastes, dans un état de division tel qu'elle offre aux réactions une énorme surface de contact.

Parmi les produits agissant à dose extrêmement faible sur l'éclosion des bourgeons, se rangent les hormones telles que l'extrait thyroïdien, également étudié par NIETHAMMER puis par DAVIS (E.E.) [34] qui a observé une notable accélération de la croissance chez certaines plantes bulbeuses. FLORENTIN et EHRENFELD [65], étudiant l'action de la thyroxine sur les racines d'*Allium Cepa* ont constaté une action mitogénétique et une augmentation de la croissance en longueur.

CHAPITRE VIII

TRAVAUX AMÉRICAINS

Les travaux de l'Institut Boyce Thompson, dus à DENNY (F.E.) et ses collaborateurs ont débuté en 1926 et se poursuivent encore actuellement. Ils répondent surtout à des buts pratiques. Néanmoins, le fait qu'ils ont été accompagnés d'études chimiques fixant les conséquences physiologiques des techniques employées leur confère un intérêt scientifique.

DENNY (F.E.) [40] s'est proposé la mise au point d'un traitement économique permettant d'obtenir deux récoltes de pommes de terre par an, c'est-à-dire d'amener une germination des tubercules aussitôt que possible après la récolte. Pour cela, l'auteur a étudié l'action de 224 produits chimiques. 3.000 lots de tubercules ont été employés pour les essais de concentration et de durée de traitement.

Les méthodes essayées consistaient, soit dans une immersion d'une heure dans des solutions aqueuses plus ou moins concentrées, soit dans une exposition plus ou moins prolongée à la vapeur de produits volatils.

Les résultats expérimentaux ont été positifs pour un grand nombre de produits parmi lesquels l'auteur a effectué une sélection. Ont été préconisés : la monochlorhydrine du glycol ($\text{CH}^2\text{Cl} - \text{CH}^2\text{OH}$), les thiocyanures de sodium et de potassium (NaCNS et KCNS), la thio-urée (NH^2CSNH^4). Par l'emploi de ce dernier produit [41] l'inhibition des divers bourgeons du tubercule due à la poussée de la tige aérienne disparaît et l'on obtient un grand nombre de germinations sur le même tubercule.

De nouveaux essais de DENNY (F.E.) [40] fixent les conditions de l'emploi du xylol et du chlorure de méthyle comme agents de forçage. L'auteur signale que l'action des produits employés peut se conserver latente pendant trois semaines.

DENNY (F.E.) [43] a précisé l'influence de la température au cours des traitements chimiques. Les résultats obtenus sont analogues à ceux de JOHANNSEN et d'AYMARD.

DENNY (F.E.) et MILLER (L.P.) [54] ont également noté une absorption assez importante de monochlorhydrine du glycol par les tubercules de pomme de terre. Les quantités de produit retenues s'éliminent ensuite progressivement.

THORNTON (N.C.) [215] a montré que les tubercules de Pomme de terre peuvent être forcés à la suite d'un séjour dans l'azote ou le gaz carbonique, montrant ainsi une fois de plus l'influence favorable de l'anaérobiose.

Tandis que DENNY (F.E.) ne parvient pas à mettre en évidence l'action positive de l'éthylène comme agent de forçage, VACHA (G.A.) et HARVEY (R.B.) [219] préconisent ce gaz (1), ainsi que le propylène pour le forçage de Pommes de terre (2), de boutures, et de graines. DUFRÉNOY [60] a signalé en France l'emploi, par les américains, de l'éthylène (3), de l'acétylène et du propylène pour hâter la maturation des fruits tropicaux.

La série des composés sulfurés organiques susceptibles de forcer les pommes de terre fraîchement récoltées a été considérablement étendue par MILLER (L.P.) [155]. Les plus actifs de ces produits sont le dithiocarbamate d'ammonium ($\text{NH}_2\text{CS}_2\text{NH}_4$), la thio-semicarbazide ($\text{NH}_2\text{CSNHNH}_2$), l'hydrogène sulfuré et l'éthylmercaptan ($\text{C}_2\text{H}_5\text{SH}$).

DENNY (F.E.) et STANTON (E.N.) [57] ont appliqué le traitement à la monochlorhydrine du glycol, à la thio-urée, etc... au forçage de divers arbustes ligneux. Les résultats sont favorables, mais rien n'indique que ces traitements soient supérieurs aux méthodes classiques. Les mêmes auteurs [56] ont mis en évidence l'action purement locale des agents de forçage sur les bourgeons de repos de *Syringa vulgaris*, sans rien ajouter d'essentiellement nouveau aux observations de JOHANNSEN et de COMBES.

Enfin DENNY (F.E.) [45] puis DENNY (F.E.) et MILLER (L.P.) [52] ont appliqué les mêmes produits au forçage des bulbes de *Gladiolus* sp., fraîchement récoltes. Le résultat obtenu est moins bon, l'application de la méthode, délicate, et DENNY (F.E.) [50] a dû procéder récemment à une nouvelle mise au point technique.

(1) Voir aussi ROSA (J.T.) [198] sur la même question.

(2) VAN DER GOOT [220] a proposé une méthode de forçage de la pomme de terre par le sulfure de carbone.

(3) L'éthylène est, en Amérique, un gaz naturel s'échappant de fissures du sol.

CHAPITRE IX

TECHNIQUE DE FORÇAGE PAR L'HÉTÉRO-AUXINE

A la suite de la découverte récente d'une hormone (Acide indolyl-acétique) rendant possible la croissance des membranes cellulaires végétales, les auteurs se sont demandé (MAXIMOW [149], p. 314 et BOYSEN-JENSEN [16], p. 69) si l'apparition de la phase de repos chez les bourgeons d'hiver n'était pas due à l'absence d'une telle hormone dans leurs tissus, S'il en est ainsi, l'introduction artificielle de cette substance au niveau des cellules doit entraîner leur multiplication, et l'on serait en présence d'une nouvelle méthode de forçage riche de conséquences physiologiques.

CZAJA [30] a découvert une « substance de croissance » dans des bourgeons éclos, ainsi que dans des jeunes pousses.

DAGYS [32], [33] a étudié chez les bourgeons les variations quantitatives d'une substance susceptible de provoquer la multiplication cellulaire chez les levures.

ZIMMERMANN (W.A.) [249] a fourni des indications précises sur la question. Il a constaté que la « substance de croissance » est absente des bourgeons à l'état de repos, ou n'y existe qu'à l'état de traces, mais elle apparaît dès le départ des bourgeons. L'auteur note l'apparition de la même substance au moment de l'éclosion de bourgeons forcés par l'action préalable du bain tiède (l.c. p. 218 et 240) : « La question du réveil artificiel de la croissance paraît donc, au moins chez les plantes ligneuses, être identique à celle de la formation de la substance de croissance ».

BOYSEN-JENSEN [16] s'est heurté à des insuccès lors de tentatives de forçage sur des branches coupées de plusieurs arbres et sur *Forsythia* sp. Il signale la difficulté d'introduire l'hormone dans les tissus. Pour obvier à cet inconvénient, VEGIS (A.) [224] s'est adressé à *Stratiotes aloides*, plante aquatique, donc susceptible d'ab-

sorber directement les substances en solution dans son eau de culture.

L'hormone pure, dite hétéro-auxine, à des concentrations extrêmement faibles (solution aqueuse à 0 mg. 42745 par litre soit $1/409.600^e$ de molécule) et offerte à la plante en petite quantité (250 cc. de solution pour 10 turions) entraîne une éclosion rapide des bourgeons d'hiver. Les expériences portant sur des quantités aussi faibles de produit actif permettent de croire que la substance essayée agit en tant qu'hormone. Mais une objection se pose, du fait que l'hétéro-auxine est un acide relativement assez dissocié, et que JESENKO [101] a établi que les acides peuvent être des agents de forçage. L'hétéro-auxine pourrait donc agir en tant qu'acide, et non pas en tant qu'hormone.

Aux plus basses concentrations essayées, l'effet typique de l'hétéro-auxine subsiste. Cependant, il est impossible de nier une certaine influence auxiliaire (supporting influence) du pH acide de l'hétéro-auxine sur ses effets spécifiques.

Chez les turions traités par l'hormone, l'éclosion se produit au cours des premières 24 heures, tandis que les agents tels que bain tiède ou les solutions salines ne donnent naissance au même phénomène qu'au bout de 3 ou 4 jours. VEGIS en conclut que l'hétéro-auxine a une efficacité plus prononcée et plus directe que les autres agents. L'action de ceux-ci conduirait au même résultat, mais par des processus différents et détournés. D'après ces observations, et celles, relatées plus haut, de ZIMMERMANN (W.A.) l'auteur suppose que les diverses techniques de forçage, par des voies sans doute variées, pourraient entraîner, soit la formation, soit l'activation de la substance indispensable au réveil des bourgeons.

Comme les turions placés dans des solutions de phosphates suffisamment acides commencent à pousser presque en même temps que ceux qui sont traités par les solutions d'hétéro-auxine, il est à supposer que l'hormone puisse exister dans les turions, même au stade de « repos vrai », mais seulement sous une forme inactive, ou liée à d'autres substances. L'apport d'acide dans le milieu de culture pourrait alors rendre l'hormone active ou la libérer de ses combinaisons.

Quant à l'éclosion normale des bourgeons au printemps, peut-être la substance de croissance est-elle activée au sein des cellules

par une diminution de la valeur du pH conséquence de la reprise du métabolisme.

Sans contester l'intérêt des résultats de VEGIS il faut bien constater que le rôle de l'acidité de l'hormone constitue une question bien embarrassante dans leur discrimination.

Tout récemment, LEFÈVRE (J.) [137] a communiqué quelques résultats du traitement de graines et de boutures par l'hétéro-auxine. Ce travail étant actuellement en cours, il est trop tôt pour en faire ici l'exposé.

Les pages qui précèdent mettent en évidence une extrême variété dans les techniques qui, toutes, aboutissent à un résultat unique : le réveil anticipé de l'activité végétative des plantes traitées.

A la suite de chaque étude, les auteurs ont émis des hypothèses pour expliquer les effets particuliers des agents qu'ils préconisent, à tel point que nous sommes en présence de presque autant d'hypothèses qu'il y a de techniques distinctes. On conçoit qu'il est impossible d'en donner ici un exposé et une discussion détaillés. Contentons-nous de rappeler les principales théories qui ont été signalées à propos des diverses techniques :

1° Les anesthésiques agissent par dessiccation des tissus. (R. DUBOIS, J. AYMARD).

2° Les produits de forçage et les agents mécaniques entraînent la production de nécro-hormones, agents directs de la reprise de la croissance (WEBER).

3° Les narcotiques agissent, selon la théorie de l'asphyxie de VERWORN, en plaçant les tissus en état d'anaérobiose.

4° L'état de repos ou d'activité de la plante dépend du quotient des assimilats aux sels nutritifs présents dans les tissus (KLEBS, LAKON).

5° L'apport de sels nutritifs joue un rôle prépondérant dans la reprise de l'activité végétative en tant qu'ils stimulent l'activité diastasique (LAKON).

6° L'état de repos survient lorsque la cellule se trouve dans un état autonome de dépression physiologique. Ses constituants subiraient alors une cyclisation de leurs molécules et l'absence de chaînes latérales labiles empêcherait la plupart des échanges chi-

miques et en particulier les oxydations respiratoires (théorie de POPP).

7° L'état de repos serait engendré dans la plante par la production de toxines de fatigue (WEBER). La plante ne pourrait retrouver la vie active que par élimination, naturelle ou provoquée, de ces toxines (WEBER).

8° L'activité ou le repos des bourgeons sont conditionnés par la présence ou l'absence dans leurs tissus d'hétéro-auxine active (VEGIS).

Le nombre et la variété des produits chimiques susceptibles de produire des effets de forçage interdit toute interprétation d'ensemble ramenée à une propriété chimique commune.

Devant une telle carence des explications d'ordre chimique ne conviendrait-il pas de rechercher si tous les agents de forçage n'agiraient pas par quelque *propriété physique* commune sur les processus protoplasmiques de nature colloïdale tels que la perméabilité, la viscosité, l'imbibition (NIETHAMMER [175]).

D'autre part, les auteurs ont laissé subsister de graves lacunes au sujet de l'influence des conditions du forçage sur le métabolisme végétal.

Dans le chapitre qui suit, j'essaierai de donner un aperçu :

1° Sur les faits connus concernant l'influence du forçage sur le métabolisme.

2° Sur les modifications de perméabilité et de viscosité entraînées dans les cellules par l'action de divers stimulants.

C. INFLUENCE DES TECHNIQUES DE FORÇAGE SUR LE MÉTABOLISME DES PLANTES TRAITÉES

En comparaison du grand nombre de techniques que nous venons d'exposer, il n'y a qu'un petit nombre de travaux qui portent sur les changements infligés au métabolisme végétal par le traitement aux divers agents de forçage.

L'influence des agents chimiques a souvent été étudiée sur des plantes en voie de croissance ou sur des organes adultes. Quoique les conditions ne soient plus les mêmes que dans le forçage, il y a lieu de signaler certains de ces travaux.

C'est JOHANNSEN [103] qui a le premier publié en 1897 des résultats d'analyses concernant les modifications chimiques subies par des graines, des bulbes et des bourgeons du fait de l'éthérisation.

Il note que certaines concentrations d'éther et de chloroforme amènent une augmentation de sucres solubles et d'azote amidé dans les bulbes de *Crocus* ainsi que les graines de Pois ou d'Orge. Il constate que de très faibles doses d'éther donnent un effet contraire, c'est-à-dire favorisent la synthèse de l'amidon et des protéines. Il explique le premier cas par l'hypothèse que les anesthésiques gênent les processus de condensation, non ceux d'hydrolyse.

ZALESKI [247], étudiant *Lupinus*, note que la synthèse des protéines est favorisée par l'éther, inhibée par la caféine.

BUTKEWITSCH [17] et BARTEL [8] signalent tous les deux un accroissement de tyrosine chez la même plante, comme effet du chloroforme.

PURIEWITSCH [187] constate que l'éthérisation entrave la synthèse de l'amidon, fait qu'il explique par un accroissement respiratoire entraînant la combustion des sucres.

BUTKEWITSCH [18] rapporte les mêmes effets au sujet du toluol et du chloroforme : L'amidon est rapidement hydrolysé dans l'écorce et le bois de *Morus* et de *Sophora*.

L'auteur ne pense pas que cette hydrolyse soit accompagnée d'une respiration accrue, car les sucres solubles s'accroissent à mesure que l'amidon diminue. Il indique une analogie entre les effets du toluol et du chloroforme d'une part, et le froid d'autre part.

REINHARD et SUSCHKOFF [193] ont essayé les effets de plusieurs substances sur la synthèse de l'amidon. L'éther semble agir non seulement pour empêcher la formation de l'amidon, mais encore comme accélérateur d'hydrolyse. Cependant l'urée et l'asparagine paraissent favoriser cette synthèse.

Dans les feuilles, DELEANO [36] observe une rapide décroissance d'amidon en présence de chloroforme, résultat contredisant celui de CZAPEK [31].

RICHTER [195] avec le gaz d'éclairage, l'air vicié, le xylol, et GRAFE [72] avec le méthanal, ont montré que l'accumulation des sucres est favorisée par ces substances.

ARMSTRONG (H.E.) et ARMSTRONG (F.E.) [3] ainsi que GUIGNARD [77], GUÉRIN [70], HECKEL [85], MIRANDE [157], ont montré que le toluène, l'éther, le chloroforme, hydrolysent *in vivo* les glucosides de l'acide cyanhydrique ainsi que les hétérosides des Crucifères. Les doses employées sont proches de la dose létale ou même la dépassent.

On doit à HEMPEL (J.) [86] une étude assez étendue sur les conséquences du traitement à l'éther sur la germination et sur la maturation des graines, en ce qui concerne les échanges azotés ou sucrés. Ses résultats indiquent que les effets de l'éther dépendent de la concentration. La destruction normale des protéides en cours de germination est accélérée par les faibles doses (0,1 gr. par litre d'air) inhibée par les doses moyennes, de nouveau accélérée aux doses toxiques. Des phénomènes analogues sont rapportés au sujet des échanges sucrés.

GRAFE (V.) et RICHTER (O.) [73] ont examiné les effets de l'acétylène sur la composition chimique de diverses graines ou de jeunes tiges. Ils ont constaté que les sucres et les acides-aminés augmentent dans les tissus normalement riches en glucides (pousses de *Vicia*, *Laburnum*; Pomme de terre) tandis que chez les tissus riches en lipides, se produit une légère diminution. De plus, l'acétylène saponifie les graisses dans les graines et l'on y voit apparaître

la glycérine (1) et les acides gras. Les résultats sont les mêmes, si l'on remplace l'acétylène par le gaz d'éclairage.

Les auteurs concluent que ces traitements n'affectent que les processus de condensation de matière. Il semble cependant possible que les narcotiques puissent hâter dans certains cas les processus d'hydrolyse. C'est ce qu'indique un travail de MAC COOL [142] qui note une accélération de l'activité de l'amylase et des oxydases pendant l'éthérisation. L'activité de la catalase serait entravée.

Les contradictions entre tous ces travaux sont, on le voit, fréquentes. Elles sont sans doute plus apparentes que réelles (GRAFE et RICHTER [73], si l'on admet que les processus de condensation soient favorisés par les concentrations faibles et inhibés par les concentrations fortes.

L'influence des traitements sur les processus d'hydrolyse est incertain.

La même indécision règne en ce qui concerne les phénomènes respiratoires. Les faibles doses accéléreraient, les fortes doses inhiberaient la respiration (voir ELFVING [62] JOHANSEN [102], LAURÈN [129], MORKOWIN [164], etc...). Toutefois, MORKOWIN n'admet pas que l'oxydation des glucides puisse être accélérée par l'éther, mais seulement celle des substances azotées.

LAURÈN constate que l'influence de l'éther sur la respiration des tissus dépend de l'espèce étudiée. La respiration serait accélérée en fonction de la dose chez *Ricinus*, *Lupinus*; accélérée aux faibles doses puis diminuée chez *Pisum*, *Cucurbita*, etc... D'après IRVING les effets respiratoires du chloroforme dépendent de la dose employée. Les petites doses augmentent le dégagement de gaz carbonique; les doses moyennes donnent une montée initiale bientôt suivie de chute; les fortes doses entraînent dès le début une inhibition respiratoire.

THODAY [214] étudiant l'action du chloroforme sur les échanges respiratoires des feuilles, a dosé à la fois le gaz carbonique et l'oxygène. Les faibles concentrations de chloroforme accélèrent à la fois le dégagement de gaz carbonique et l'absorption d'oxygène en sorte

(1) Cette apparition de la glycérine à l'état libre dans les tissus me paraît très insolite.

que le quotient respiratoire reste inchangé. Aux doses très fortes la respiration est entravée et la relation entre les deux processus est rompue. L'auteur note également des différences dans le comportement des feuilles suivant qu'elles renferment ou non des tanins.

HARVEY (E.M.) [83] a publié une analyse approfondie des effets de l'éthylène sur le métabolisme de Pois sucrés en germination.

Ce gaz affecte la respiration des tissus en retardant à la fois le dégagement de gaz carbonique et l'absorption de l'oxygène en sorte que le quotient respiratoire reste le même. Pour ce qui est des échanges de matière l'auteur constate ce fait important :

Après le traitement à l'éthylène les substances solubles à poids moléculaire faible (glucose, aminoacides, amides, polypeptides) augmentent de 8 à 9%, tandis que les substances insolubles : protéines, amidon, cellulose, ligno-celluloses, diminuent dans les mêmes proportions.

Le sucre réducteur direct augmente de 11% tandis que les sucres réducteurs après hydrolyse diminuent de 3%.

Les graisses sont beaucoup moins abondantes dans les tissus traités que dans les témoins, mais la quantité d'acides gras libres reste la même (1).

Pour en terminer avec l'étude des effets de l'éthylène, signalons que DENNY (F.E.) [38] note une augmentation de la respiration des citrons et une influence accélératrice sur le jaunissement de ces fruits. REGEIMBAL, VACHA et HARVEY [192] ont observé un effet analogue chez les bananes dont l'amidon est hydrolysé. DAVIS et CHURCH [35] étudiant les fruits de *Diopyros Kaki* admettent que les effets de l'éthylène s'expliquent par son influence sur la respiration. WOLFE [244] note une augmentation de 2% des sucres solubles chez les bananes traitées par l'éthylène.

KARLSEN [107] a étudié comparativement les effets de l'éther, du benzène et de l'alcool sur la respiration du blé en germination. Ces effets sont très voisins, ce qui impliquerait, d'après l'auteur une similitude dans l'action de ces divers produits.

DENNY (F.E.) [44] a fourni une étude chimique très étendue de

(1) Il est à se demander quel est le sort des graisses disparues en de telles circonstances.

l'influence des agents qu'il préconise sur le métabolisme des pommes de terre traitées. Dans tous les cas, les tissus traités présentent un accroissement de saccharose par rapport aux témoins, une décroissance de l'amidon. Les autres produits dosés (sucres réducteurs, azote soluble, insoluble, ammoniacal, aminés, acides aminés) diffèrent peu après le traitement, non plus que l'*hydratation* des tissus. Les changements observés sont toujours plus importants dans les tissus pourvus d'« yeux » que dans le reste du tubercule, ce qui confirme d'après l'auteur, que les agents de forçage portent leur effet sur les bourgeons.

DENNY, MILLER et GUTHRIE [55] ont poursuivi cette étude en ce qui concerne l'activité diastasique des jus de presse provenant de pommes de terre traitées par la thio-urée etc... Ils constatent des accroissements de catalase, de peroxydase, ainsi que des propriétés réductrices des jus (24 h. seulement après le traitement). Si l'on ajoute l'agent chimique directement au jus de presse, on n'obtient aucun résultat. L'effet observé est donc indirect et est provoqué par l'action des produits sur les tubercules, non sur les diastases de leur suc ; il est plus marqué sur les bourgeons que sur le reste des tissus.

Ce sont les traitements de forçage les plus efficaces qui entraînent la plus grande activité diastasique des jus.

Les auteurs ont cherché, dans les mêmes conditions à évaluer les pouvoirs diastatiques de l'amylase et de l'invertase. Ceux-ci sont nettement accrus à la suite du traitement, et d'une façon à peu près proportionnelle aux concentrations de produits actifs utilisées. Le pH des tubercules traités varie dans la direction de l'alcalinité. Après un traitement de plusieurs jours à la monochlorhydrine du glycol, le pH augmente d'une unité. La solution aqueuse du produit est, il est vrai, légèrement acide, mais les quantités absorbées par les tissus sont trop faibles pour entraîner un changement quelconque. D'ailleurs le jus de pomme de terre constitue une solution bien tamponnée.

MILLER (L.P.) [153] a précisé les conditions de cette variation du pH et a étudié en même temps [154] l'effet des thiocyanures sur l'activité de l'amylase salivaire. Celle-ci dépend du pH et de la concentration de la solution employée. Puis, DENNY (F.E.) [46]

reprend l'étude de l'influence des mêmes produits sur l'amylase de la pomme de terre. Il établit que l'hydrolyse de l'amidon ne dépend pas de l'action directe du thiocyanure sur l'activité de l'amylase. Le même auteur [47] recherche ensuite s'il existe une dépendance entre l'activation de l'amylase *in vitro* et les effets de stimulation des produits employés ; les recherches établissent qu'il n'en est rien et que l'influence des produits actifs sur les diastases doit être indirecte.

GUTHRIE (J.D.), DENNY (F.E.) et MILLER (L.P.) [79] ont repris la même étude en s'adressant aux bulbes de Glaïeul. Les jus de presse de ces organes présentent, après le traitement, une forte augmentation de la catalase et de la peroxydase.

DENNY (F.E.) et MILLER (L.P.) [51] étudient les conséquences du forçage à la monochlorhydrine du glycol sur le métabolisme du Lilas forcé. Le traitement conduit, dès les premiers jours à une élévation respiratoire. Le deuxième et le troisième jour se produisent des augmentations dans le taux de l'azote soluble et dans l'activité de la catalase. Le taux des sucres diminue. La teneur en eau augmente dans les bourgeons, non dans l'écorce.

MILLER (L.P.) [155] s'est livré à une étude chimique des jus de presse obtenus à partir de pommes de terre traitées par les nombreux composés sulfurés qu'il utilise pour le forçage. Les résultats concernant l'activité diastasique confirment ceux de DENNY. Il en est de même des variations respiratoires et de l'augmentation du pH. De plus, les composés sulfurés employés inhibent fortement l'activité de la tyrosinase des jus de presse, et d'une façon plus intense que le cyanure de potassium.

GUTHRIE (J.D.) [78] établit que tous les produits employés par les Américains pour forcer la Pomme de terre donnent une augmentation dans le taux du glutathion, sans qu'il y ait de rapport entre l'effet stimulant et l'accroissement du glutathion.

DENNY (F.E.) [48] reprenant l'action des mêmes produits sur les bulbes de Glaïeul constate, à la suite des traitements, une diminution des sucres réducteurs qui peut aller jusqu'à la disparition. Le saccharose augmente par rapport aux témoins ainsi que l'azote soluble ; l'azote insoluble décroît.

Puis [49] le même auteur recherche l'influence du thiocyanure sur des préparations d'amylase et trouve que l'inhibition ou l'accrois-

sement de l'activité fermentaire sont conditionnées par le pH du milieu.

THORNTON (N.C.) [215] préconise comme technique de forçage de la pomme de terre le séjour des tubercules dans le gaz carbonique ou un gaz neutre. Par traitement au gaz carbonique, la respiration est accrue, les jus de presse s'alcalinisent, leur pouvoir réducteur s'accroît, leur teneur en glutathion diminue.

Enfin MILLER (L.P.) [156] constate que le traitement au gaz de monochlorhydrine du glycol de tubercules de pomme de terre, quelle qu'en soit la durée, conduit, 12 heures après, à une remarquable stimulation respiratoire ; le traitement à la vapeur d'alcool entraîne au contraire une inhibition, et les deux gaz employés, en combinaison ou successivement, peuvent neutraliser leur action.

Il est difficile de tirer une conclusion d'ensemble de travaux si variés. Pourtant, quelques faits saillants surgissent de la masse des résultats :

1° Les actions des divers produits employés sur le métabolisme des tissus traités présentent entre elles de grandes analogies, quel que soit l'agent actif. Les auteurs notent presque toujours une certaine stimulation respiratoire comme conséquence rapide des traitements chimiques.

L'activation des diastases est considérée comme un effet secondaire de l'application des agents de forçage.

Enfin, on constate, dans beaucoup de cas une hydrolyse des sucres et un accroissement d'azote soluble.

Action immédiate des agents de forçage sur les propriétés cellulaires.

Avant de terminer cet historique, il convient de dire quelques mots de l'influence directe des agents de forçage, les anesthésiques en particulier, sur les propriétés vitales de la cellule.

Les auteurs ont étudié particulièrement l'influence de ces produits et celle des agents physiques sur la perméabilité et sur la viscosité des constituants cytoplasmiques, ainsi que sur la tension osmotique des tissus.

a) *Perméabilité.*

LULLIES [141] a étudié la perméabilité des cellules de *Tradescantia discolor* vis-à-vis de divers narcotiques. Sous l'action de ces produits, sont inhibées la pénétration des solutions de sels alcalins ainsi que celle de la glycérine et du glycol. Les auteurs anciens concluaient également à une diminution de perméabilité. Les recherches de HÖFLER et WEBER [93] sur les tissus d'*Hemerocallis* traités par différentes doses d'éther les conduisent à des résultats opposés. L'accroissement de perméabilité observé pour l'urée, est de 1,5 à 2,5 fois avec une solution à 1,5 à 2,5 % d'éther.

Dans un autre ordre d'idées, KRASSINSKY [124] a suivi les variations saisonnières de perméabilité chez les bulbes d'*Allium Cepa*.

De même, SOYER [209] a recherché les variations de la perméabilité des cellules chez le Chêne aux différents stades de la végétation. Il conclut que les grandes migrations printanière et automnale qui se produisent dans les organes du Chêne sont accompagnées de modifications profondes de la perméabilité cellulaire, modifications ayant pour conséquence de faciliter la pénétration des liquides à l'intérieur des tissus.

Ces études poursuivies dans cette direction peuvent servir de point de départ à une comparaison avec ce qui se passe chez des plantes forcées.

LEPESCHKIN (W.W.) [138] s'est attaché à montrer les variations de la perméabilité du protoplasme sous l'influence de la lumière. Il trouve que la perméabilité s'accroît à la lumière, et diminue à l'obscurité.

Puis [139] le même auteur montre chez *Elodea Canadensis* que de faibles concentrations d'éther (0,5 à 1,5 %) abaissent la perméabilité du protoplasme pour les substances hydrosolubles, si ces substances sont insolubles ou moins solubles dans l'éther que dans l'eau. La perméabilité est accrue si ces substances sont plus solubles dans l'éther que dans l'eau. Les concentrations d'éther supérieures à 1,5 % augmentent la perméabilité du protoplasme. Cet accroissement d'abord réversible, devient irréversible quand la concentration de l'éther est très élevée.

Les agents mécaniques tels que la taille, la courbure artificielle, la plasmolyse et la déplasmolyse produisent un accroissement de la perméabilité du protoplasme des cellules traitées. Les narcotiques n'empêchent pas l'accroissement de perméabilité produit par l'action de la lumière.

Enfin, BONTE [12] étudiant comparativement la perméabilité de divers tissus vis-à-vis de produits variés constate que les substances liposolubles ou pourvues d'une activité de surface pénètrent toujours plus vite que leur volume moléculaire ne permet de le supposer. Dans la pénétration des produits à l'intérieur de la cellule interviennent, non seulement la grosseur des molécules, mais aussi leur solubilité dans les lipides.

b) Viscosité.

HEILLBRONN [87], HEILBRUNN [88] sur des cellules animales, WEBER [236] sur *Spirogyra*, ont établi l'existence de modifications de la viscosité du protoplasme sous l'influence des narcotiques.

Les solutions faiblement concentrées abaissent la viscosité, les fortes concentrations l'augmentent.

Contrairement à l'opinion de HEILBRUNN, HEILLBRONN admet que l'élévation de viscosité obtenue par l'action de fortes concentrations est réversible.

Les travaux de WEBER [238] sur les épicotyles de *Phaseolus vulgaris* établissent également que les concentrations d'éther de 2,5 à 5 vol. % entraînent au bout d'une heure une élévation de viscosité du protoplasma vivant, et que cette élévation est réversible dans la mesure où les cellules ne sont pas lésées par l'anesthésique.

Cette augmentation de la viscosité protoplasmique tend à prouver que l'action du narcotique n'est pas restreinte à la membrane plasmatique, mais s'étend aussi aux régions de l'endoplasma pauvres en lipides.

Les travaux de RUNNSTRÖM [199] [200] sur les modifications colloïdales de l'œuf d'Oursin mis en présence d'excitants du développement présentent un intérêt considérable. Ils ne concernent malheureusement que le protoplasme animal et, sans doute, toutes les conclusions de l'auteur ne peuvent pas être appliquées sans autre examen à la cellule végétale.

Signalons, comme particulièrement intéressant, l'établissement d'une courbe de viscosité, protoplasmique en fonction de la dose de narcotique ([200], p. 259). Cette courbe établie par RUNNSTRÖM est rapprochée par lui d'un graphique de HEILBRUNN représentant l'influence de la température sur la viscosité de l'œuf de *Cumingia*. Celle-ci présente un minimum vers 2°, un maximum vers 16°, un nouveau minimum vers 30° suivi d'une augmentation abrupte.

L'ensemble du graphique affecte ainsi la forme d'un W. On peut y distinguer, d'après RUNNSTRÖM, deux courbes distinctes dont l'une caractérise les basses températures (au-dessous de 16°) l'autre les températures élevées. Chacune de ces courbes a la même allure que celle qui représente les variations de viscosité en fonction de la dose de narcotique. Cette remarque permet d'imaginer des variations possibles de la viscosité du protoplasme chez les bourgeons des plantes à l'état de repos.

On obtiendrait un effet de forçage toutes les fois que la viscosité du protoplasma subirait une variation *dans un sens convenable*.

Le séjour des plantes aux gelées d'hiver élèverait la viscosité. Le bain chaud également. Les températures moyennes (de la culture en serre) restent sans action.

Le forçage à l'éther, aux doses non létales, entraînerait d'après les travaux de WEBER [238] et le graphique de RUNNSTRÖM, une augmentation de viscosité protoplasmique.

Si nous rapprochons ces phénomènes des variations de perméabilité dont il vient d'être question, nous pouvons admettre avec NIETHAMMER [175] (p. 693) que l'augmentation de perméabilité entraîne celle de l'imbibition à laquelle pourraient être liés des changements de la viscosité. WEBER attache à ces relations une grande importance physiologique.

Signalons, pour terminer, le travail de MAINX (F.) [143] qui a établi sur des méristèmes de racines l'action accélératrice immédiate de l'éther sur les mitoses des noyaux en voie de division, et provoque la division chez les cellules au repos.

L'action accélératrice des mitoses ne s'établit qu'aux concentrations élevées, s'exagère jusqu'à la limite létale et atteint une intensité très grande.

L'auteur pense qu'il s'agit d'une action physico-chimique spéci-

fique de l'éther sur les divisions du noyau. L'alcool isobutylique possède les mêmes propriétés^{*} excitantes. Or ces deux produits abaissent considérablement la tension superficielle de leurs solutions dès les faibles concentrations. Il y a là peut-être une indication importante pour l'interprétation de l'effet des anesthésiques (1).

Cette revue des principaux travaux fait sentir la nécessité d'une étude complémentaire sur les conséquences du forçage sur le métabolisme végétal. C'est cette étude que j'ai entreprise depuis 1930 qui va maintenant faire l'objet de mon exposé.

(1) Ces résultats ont fait l'objet de sérieuses réserves de la part de POLITZER (G.) (*Pathologie der Mitose*, p. 135, 1934).



TROISIÈME PARTIE

INFLUENCE DU FORÇAGE A L'ÉTHER SUR LE MÉTABOLISME

A) ÉTUDE DU LILAS FORCÉ

Le forçage suivant la technique de JOHANNSEN est une opération délicate qu'il est difficile de réussir d'emblée. Les techniciens qui désirent obtenir un rendement floral régulier font subir aux plantes une longue préparation destinée à réduire les insuccès. Malgré leurs précautions, il n'est pas rare d'enregistrer la perte de nombreux lots de plantes forcées. Les bourgeons des plantes traitées par l'éther éclosent d'une façon normale et lorsque des troubles apparaissent, ils concernent l'évolution des fleurs ; ils frappent régulièrement les lots de plantes renfermés dans une même serre et non pas ceux qui ont été éthérisés en même temps. Il est peu probable qu'il s'agisse de maladies cryptogamiques, mais plutôt de l'effet d'une culture défectueuse par quelque endroit.

Pour effectuer mes expériences, je me suis adressé à un praticien (1) qui m'a offert des échantillons d'étude, m'a permis de faire usage de son installation, et m'a fourni des renseignements précieux sur le détail des opérations.

Les plantes qui ont fait l'objet de mes recherches sont des Lilas (*Syringa vulgaris*) greffés, appartenant à une variété horticole dite « Souvenir de Louis Späth ».

(1) M. LEFEUVRE, horticulteur à Vitry-sur-Seine, à qui j'adresse tous mes remerciements.

Préparation des plantes. — Les plantes sont cultivées pendant sept ans dans les conditions les plus favorables de sol et d'exposition. Chaque année, leurs rameaux sont soumis à une taille particulière, en sorte que, au printemps suivant, c'est un bourgeon axillaire qui se développe, et non pas le bourgeon terminal. Cette pratique aboutit à la production d'arbustes hauts d'environ 1 m. 50, pourvus d'un tronc et de branches courts et de fort diamètre. Il est probable que la plante ainsi préparée accumule dans ses organes pérennants des matériaux en quantité suffisante pour qu'elle puisse subir des conditions de culture particulièrement épuisantes. Dans de telles circonstances, elle fonctionnerait un peu à la façon des tubercules dont les matériaux s'épuisent au cours de la poussée annuelle.

Mise à l'abri. — Cette opération consiste à déplanter les arbustes en conservant autour des racines une forte motte de terre, et à les laisser séjourner dans un lieu sec et abrité des intempéries. Les praticiens ont pensé qu'ils obtenaient de cette manière une déshydratation progressive des organes facilitant l'action ultérieure des anesthésiques. J'ai pu montrer, comme on le verra plus loin, qu'il ne saurait en être ainsi, et qu'il faut chercher ailleurs que dans une déshydratation, l'explication des effets favorables de ce séjour dans un lieu abrité.

Les plantes qui ont fait l'objet de mes recherches ont été ainsi conservées du 2 octobre au 13 novembre 1930.

Ethérisation. — A cette date, les Lilas ont été placés, pendant 48 heures, dans une enceinte hermétiquement close renfermant de l'éther sulfurique ordinaire à l'état de vapeur, la dose employée étant de 0, 4 gr. d'éther par litre d'air.

Culture en serre. — Le 15 novembre, les arbustes sont extraits des enceintes d'éthérisation, aérés, puis rapidement transportés et plantés dans le sable humide d'une serre à 34-36°, dont l'atmosphère est maintenue saturée d'humidité par des bassinages fréquents. J'ai déjà fait observer (p. 61) combien cette température si élevée dépasse celle des serres tropicales et s'éloigne des conditions naturelles.

Six jours après l'éthérisation, soit le 22 novembre, les bourgeons éclosent et donnent naissance à des rameaux portant des feuilles

d'un vert pâle. Bientôt apparaissent les fleurs qui sont complètement épanouies dès le 5 décembre.

Pendant ce temps, les racines ne donnent lieu à aucun développement appréciable ; les rameaux verts qui apparaissent le long des parties basses des tiges sont détachés dès qu'ils naissent afin de diriger l'afflux de la sève uniquement vers les parties florales.

Après l'opération, les fleurs étant coupées, le reste de la plante est généralement sacrifié. Seules, les variétés rares et coûteuses sont remises en culture de plein air ; leur reprise est difficile et demande des soins spéciaux. Il semblerait donc que les capacités vitales des plantes soumises au forçage soient fortement atteintes par ce traitement.

Ensemble des opérations. — En résumé, le forçage comprend six phases :

1^o Culture en plein air.

2^o Séjour dans un lieu sec et abrité.

3^o Ethérisation : déclenchement des processus de développement.

4^o Temps de latence en serre : mise en train du développement.

5^o Ecllosion des bourgeons : début du développement.

6^o Pousse rapide des rameaux et épanouissement des fleurs.

Prélèvements. — Au cours des différents stades du forçage, il a été procédé à des prélèvements des bourgeons supérieurs et des rameaux qui les portent, en ayant soin de constituer des lots homogènes provenant d'individus aussi semblables que possible. La fréquence de ces prélèvements a été en raison directe de la rapidité des phénomènes étudiés (tous les deux jours pendant la culture en serre).

De semblables prélèvements ont été effectués sur des lots de plantes identiques cultivées en plein air dans les conditions naturelles afin de servir de témoins. La fréquence des prélèvements a été de quinze jours environ, pendant toute la durée de la végétation.

L'étude du métabolisme azoté des Lilas cultivés en plein air a été reprise pendant une seconde année et a permis d'établir la grande régularité de l'ensemble de ses variations.

CHAPITRE PREMIER

VARIATIONS D'HYDRATATION DES TISSUS AU COURS DU FORÇAGE A LA VAPEUR D'ÉTHÉR [189]

J'ai décrit précédemment (p. 71) le procédé de forçage qui consiste à faire subir aux plantes une dessiccation préalablement à la mise en serre. J. AYMARD [6] à la suite de R. DUBOIS [59] pense pouvoir attribuer aux propriétés desséchantes de l'éther ses effets sur l'éclosion anticipée des bourgeons.

JOHANNSEN, de même NIETHAMMER [176] et PARIS [178] ne croient pas à l'existence d'un tel phénomène. DENNY (F.E.) [44] a montré que les agents de forçage qu'il préconise n'entraînent pas de variations appréciables dans l'hydratation des tissus.

Néanmoins, les techniciens du forçage croient généralement que l'arrachage et le séjour à l'abri amènent une dessiccation partielle des végétaux traités, et que les propriétés déshydratantes de l'éther, en exagérant cette dessiccation, amorcent l'entrée en vie active.

Au cours de toutes mes recherches, j'ai été constamment amené à déterminer la quantité de substance sèche des organes destinés à l'analyse. J'ai profité de cette circonstance pour calculer dans chaque cas la teneur en eau des tissus étudiés.

Les organes frais sont pesés peu de temps après leur récolte.

Ils sont ensuite hachés en menus morceaux, soumis à la dessiccation dans une étuve à 95° pendant 24 heures, puis pesés de nouveau.

J'ai obtenu avec le Lilas les résultats consignés dans le tableau suivant, où la teneur en eau est rapportée à 100 de matière fraîche.

DATE	LILAS SOUMIS AU FORÇAGE.		LILAS CULTIVÉS EN PLEIN AIR.	
	RAMEAUX	BOURGEONS	RAMEAUX	BOURGEONS
9 octobre.....	46,31	55,31	—	—
16 —	43,98	45,48	49,08	57,42
23 —	49,47	56,40	—	—
30 —	51,54	57,74	49,88	57,61
6 novembre...	47,04	51,69	—	—
13 — ..	47,01	53,04	48,86	56,48
<i>Ethérisation.</i>				
16 novembre...	48,47	55,50	—	—
18 — ..	51,75	58,48	—	—
20 — ...	51,06	72,79	—	—
<i>Eclosion des bourgeons.</i>				
24 novembre...	51,75	79,43	50,18	57,36

Ces chiffres montrent que pendant le séjour à l'abri qui suit l'arrachage (du 9 octobre au 13 novembre), les tissus analysés conservent sensiblement la même teneur en eau que les tissus correspondants des témoins aux mêmes dates. Cette teneur ne varie pas au cours de l'éthérisation. Les bourgeons ne s'hydratent considérablement qu'au moment de leur éclosion.

D'autres essais effectués au laboratoire sur des rameaux détachés dont la section était paraffinée ont confirmé ces premières données. Après l'éthérisation, les organes accusent une teneur en eau voisine de celle des témoins, sans que l'excès ou le déficit observés dépassent l'amplitude des variations individuelles.

Des résultats identiques ont été obtenus avec des bourgeons de Muguet éthérisés au laboratoire dans les mêmes conditions que le Lilas.

DATE	TENEUR EN EAU		Gain ou perte en eau.
	Avant éther	Après éther	
5 novembre...	32,18	32,84	+0,66
13 novembre...	61,06	58,64	—2,42
19 novembre...	49,35	50,15	+0,80

Le pouvoir déshydratant des vapeurs d'éther, aux doses de forçage, ne paraît donc pas réel. Qu'arrive-t-il si l'on soumet les plantes à des doses plus fortes? Pour le savoir, j'ai fait subir à 8 lots de Muguet l'action de la vapeur d'éther à des doses variées, pendant 72 heures.

Dans le tableau suivant, les expériences ayant été effectuées à des dates différentes, les teneurs en eau doivent être comparées à celles du témoin correspondant.

Dose d'éther :	0	0,4	0,6	0,8	1		0	1,2	2	3	4
eau pour 100 :	74,2	72,7	72,7	74	72,7		75	70,4	73,7	75,2	74,2

A partir de 1 gr.2 par litre d'air, la dose d'éther devient toxique, les doses supérieures à 2 gr. sont létales.

A toutes les doses, l'hydratation des tissus varie fort peu et dans un sens, semble-t-il, indifférent.

Quelle que soit la dose employée, il n'apparaît pas que la vapeur d'éther exerce sur les tissus la moindre déshydratation.

Le traitement à l'éther ne produit pas plus d'effet sur l'hydratation des graines de Pois. Après une éthérisation de 65 heures (durée qui a entravé la croissance ultérieure des plantules) les organes accusent un excès d'eau de 1,8%.

R. DUBOIS [59] puis GUIGNARD [77] ont noté, sans fournir de données numériques, la déshydratation, par les vapeurs d'anesthésiques, de fruits charnus ou de plantes succulentes.

J'ai éthérisé des Oranges dans les conditions ordinaires du forçage ; les variations de poids de leur substance fraîche ont été les suivantes :

		Variations de poids (rapporté à 100).	
Durée de séjour sous une cloche		Après éther.	sans éther (témoin).
I	3 heures.....	+0,05	—0,03
	24 heures.....	+0,50	—0,34
II	36 heures.....	—0,32	—0,30

Donc, à la dose de 0 gr.4 par litre d'air, l'éther n'entraîne aucune diminution de poids chez les fruits traités. Notons même un léger accroissement pondéral dont la cause reste à déterminer. Il est probable que les faits rapportés par les auteurs concernent des doses d'éther très élevées et que l'apparition de gouttelettes aqueuses à la surface des organes traités est un phénomène post-mortel.

Les résultats expérimentaux indiqués ci-dessus permettent de conclure qu'il faut chercher les causes de l'action des vapeurs d'éther ailleurs que dans l'affinité que présentent ces vapeurs pour l'eau, et dans une déshydratation des tissus.

Discussion. — Il n'est pas impossible que des déplacements d'eau se produisent dans les organes sous l'influence de l'éther. Mais il faut admettre que ces déplacements n'intéressent que les cellules elles-mêmes, toute sortie d'eau suffisante pour produire l'invasion des méats entraînant la mort des tissus.

CHAPITRE II

INFLUENCE DU FORÇAGE A L'ÉTHÉR SUR LE MÉTABOLISME AZOTÉ DU LILAS [188]

L'étude du métabolisme azoté chez les végétaux ligneux a fait l'objet d'un grand nombre de travaux dus à R. COMBES et à divers collaborateurs. Leurs recherches, nous l'avons vu, s'adressent surtout à *Fagus silvatica*, dont le régime azoté a été étudié d'une part pendant toute la période de végétation normale en plein air, et d'autre part, dans les conditions de culture en atmosphère chaude et humide.

Après une tentative d'éthérisation de *Fagus*, R. COMBES [23] conclut de la façon suivante : « L'éthérisation ne détermine donc sur le Hêtre jeune aucune avance de l'éclosion des bourgeons, et ne paraît pas influencer le métabolisme azoté. Il reste à voir comment se comporterait à ces deux points de vue, une plante telle que le Lilas, connue pour sa sensibilité à l'action des vapeurs d'éther ».

C'est en vue de répondre à cette question que j'ai entrepris, au cours de l'hiver 1930-31 les expériences de forçage qui sont rapportées ici, et dont j'ai indiqué plus haut la technique. Les principales phases des opérations, on l'a vu, ont lieu aux dates suivantes pour les *Lilas soumis au forçage* :

1° Séjour à l'abri du 2 octobre au 13 novembre.

2° Ethérisation de 48 heures ; du 13 au 15 novembre.

3° Mise en serre. Les bourgeons ont doublé de volume le 20 novembre.

4° Éclosion des bourgeons le 22 novembre.

5° Développement des rameaux. Floraison complète le 5 décembre.

Il convient maintenant, pour faciliter la comparaison, de décrire les diverses phases du développement, chez les Lilas témoins de la même série cultivés en plein air dans les conditions normales :

Lilas cultivés en plein air.

Les plantes ont été étudiées à partir du 1^{er} septembre, époque à laquelle les feuilles n'ont pas encore commencé leur chute. Celle-ci s'introduit progressivement et n'a été complète que le 26 novembre (1). (On sait, que chez le Lilas les feuilles tombées sont encore vertes et l'on manque de critère macroscopique pour étudier leur vieillissement).

Les plantes ont conservé ensuite leur état de repos jusqu'au début de mars, époque à laquelle les bourgeons offrent les premiers indices du retour des plantes à l'état de vie active.

Du 2 mars au 2 avril, les bourgeons augmentent de volume et de poids ; leur teneur en eau s'accroît.

Date	Teneur en eau	Poids moyen d'un bourgeon
2 mars.....	61,2 %	—
23 mars.....	72	0,247 gr.
2 avril.....	75	0,327 gr.

L'éclatement des écailles, c'est-à-dire la véritable éclosion des bourgeons, s'est produit vers le 2 avril, donnant lieu bientôt à un développement rapide de feuilles et de fleurs. Le 30 mai, les feuilles offraient leur taille définitive, et les corolles étaient entièrement tombées.

En vue d'étudier le métabolisme azoté, j'ai effectué, comme je l'ai indiqué plus haut, de nombreux prélèvements de bourgeons et de rameaux tant au cours de la végétation des Lilas cultivés en plein air qu'au cours de celle des Lilas mis en serre après forçage.

Technique des dosages d'azote.

Les méthodes que j'ai suivies sont celles qui ont été mises au point par R. COMBES et employées par lui et par divers collaborateurs à des dosages en série. Je me bornerai donc à en rappeler les points essentiels.

Séparation des produits azotés protéiques et solubles.

Cette séparation est obtenue en traitant les tissus séchés et pulvérisés par une solution aqueuse à 10 % d'acide trichloracétique, produit qui coagule les protides à grosse molécule, et dissout au

(1) L'année suivante, à la suite de gelées précoces, la chute des feuilles était complète dès le 30 octobre.

contraire les matières azotées à petite molécule (acides aminés, nitrates, nitrites, etc...).

Traitement de l'azote protéique.

Le matériel coagulé est traité selon KJELDAHL par l'acide sulfurique à chaud en présence d'anhydride phosphorique et d'oxalate de potasse, jusqu'à destruction complète de la matière organique.

Traitement de l'azote soluble.

Les produits entraînés par l'acide trichloracétique sont séchés à 80° puis soumis à l'action de l'acide phénol-sulfurique en présence d'H naissant, afin de transformer l'azote des matières minérales en azote organique. La destruction est effectuée ensuite, comme précédemment, par le procédé KJELDAHL.

Dans les deux cas, l'azote se trouve finalement engagé dans du sulfate d'ammonium dont il est facile de doser l'ammoniaque.

Résultats des analyses.

L'azote des Lilas témoins a fait l'objet de 200 analyses, celui des Lilas éthérisés, 130 environ. Chacune des valeurs portées dans les tableaux ci-dessous résulte de la moyenne de deux mesures faites à la même date, les prélèvements étant effectués sur un nombre de plantes suffisant pour réduire les erreurs provenant des différences individuelles. L'accord entre ces deux mesures a toujours été satisfaisant, l'écart entre les chiffres obtenus dépasse rarement 5%.

Azote des Lilas témoins cultivés en plein air.

1° Au moment où commencent les analyses, les plantes n'ont pas perdu toute activité chimique : chez les *bourgeons*, le taux de l'*azote protéique* augmente du 1^{er} au 16 septembre, puis s'abaisse légèrement. Aucune variation notable de cette forme d'azote ne se produit plus chez les *bourgeons* jusqu'au 16 janvier. A partir de cette date, se dessine, chez ces organes, une reprise lente et continue du taux de l'azote protéique. Cette reprise se prolonge jusqu'au moment où les *bourgeons* présentent les premiers indices d'éclosion, soit le 13 mars. On assiste alors à une véritable ascension rapide de l'azote protéique, qui franchissant le stade de la véritable éclosion des *bourgeons*, ne s'arrête que le 12 avril, pour les organes chlorophylliens et se poursuit quelque temps chez les fleurs. Par la suite, le

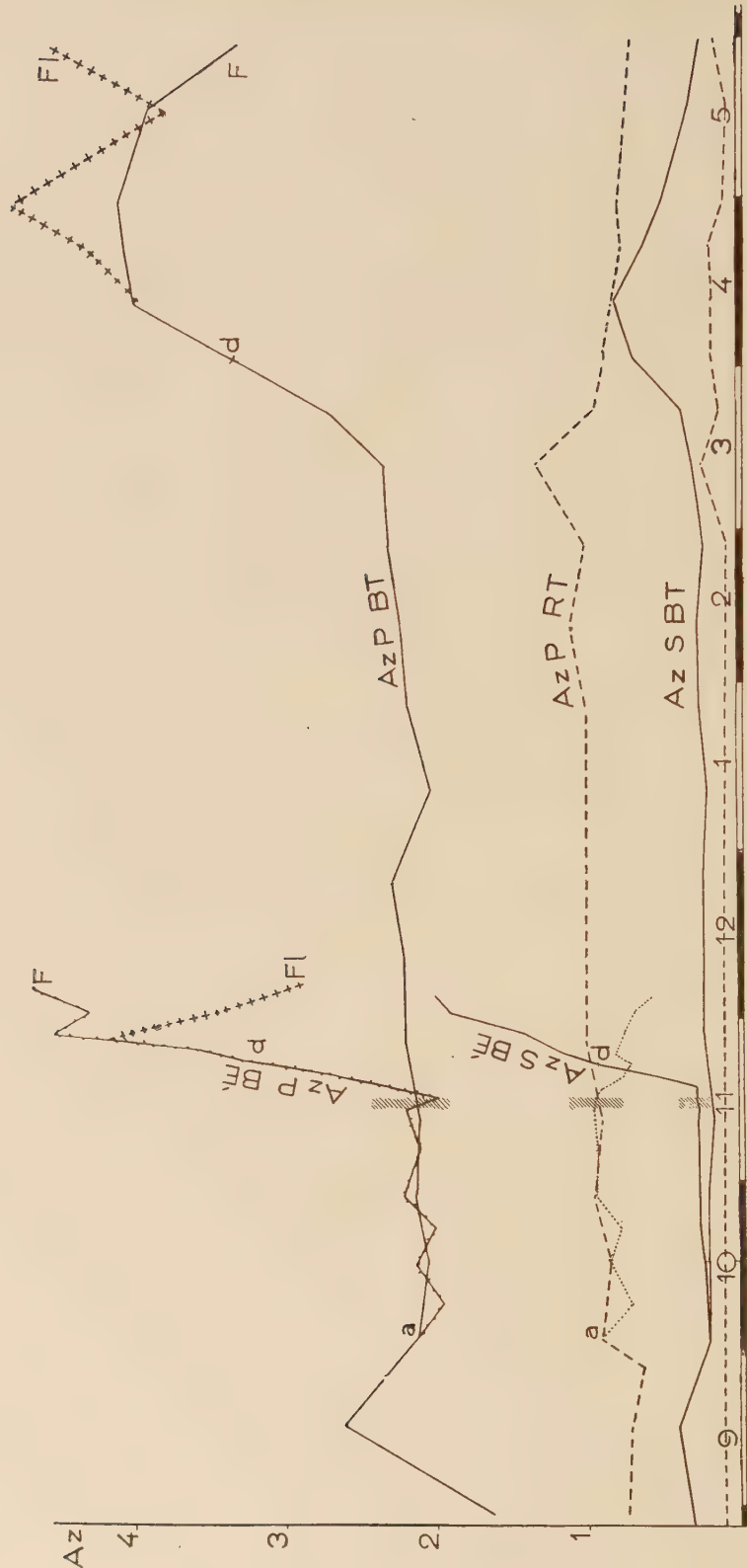


Fig. 3. — Représentation graphique des variations de l'azote des Lilas forcés et des témoins cultivés en plein air.

AzP, azote protégé ; Az S, azote soluble ; BE, bourgeons éthérisés ; RT, bourgeons et rameaux témoins ; F, fleurs seules ; a, date de l'arrachage ; d, éclosion des bourgeons. La ligne pointillée représente l'azote soluble des rameaux témoins, la ligne de points, l'azote protégé des rameaux éthérisés. L'azote soluble des rameaux éthérisés subit des variations trop faibles pour qu'elles puissent figurer sur ce graphique. Les chiffres portés en abscisses indiquent les mois de culture.

Azote des Lilas cultivés en plein air.

DATE	RAMEAUX			BOURGEONS		
	Azote protéique	Azote soluble	$\frac{P}{S}$	Azote protéique	Azote soluble	$\frac{P}{S}$
1 ^{er} -9	0,739	0,105	7,00	1,627	0,310	5,13
16-9	0,721	0,100	7,15	2,591	0,400	6,41
27-9	0,629	0,097	7,70	—	—	—
a 2-10	0,911	0,107	8,5	2,107	0,223	9,09
17-10	0,842	0,102	8,20	2,034	0,208	9,79
29-10	0,952	0,119	8,01	2,128	0,209	10,14
12-11	0,882	0,073	12,0	2,100	0,175	11,92
ch 26-11	1,060	0,093	11,31	2,177	0,228	9,53
12-12	1,025	0,090	11,51	2,172	0,222	9,52
26-12	1,010	0,084	12,06	2,277	0,210	10,83
12-1	1,004	0,088	11,39	2,157	0,202	10,68
27-1	1,024	0,100	10,15	2,197	0,240	9,13
11-2	1,100	0,120	9,09	2,224	0,268	8,44
26-2	1,015	0,096	10,54	2,296	0,237	9,70
13-3	1,321	0,237	5,57	2,339	0,308	7,58
23-3	0,950	0,130	7,29	2,682	0,368	7,28
d 2-4	0,864	0,177	4,86	3,287	0,710	4,62
12-4	0,798	0,172	4,63	{ Fl 3,950	0,814	4,84
				{ Fe 3,982	0,788	5,05
22-4	0,775	0,185	4,17	{ Fl 4,235	0,907	4,66
				{ Fe 4,046	0,620	6,52
30-4	0,784	0,097	8,06	{ Fl 4,635	0,882	5,25
				{ Fe 4,081	0,486	8,38
18-5	0,731	0,076	9,50	{ Fl 3,721	0,531	7
				{ Fe 3,894	0,324	12
30-5	0,712	0,156	4,56	{ Fr 4,437	0,115	3,83
				{ Fe 3,304	0,250	13,18

a, date de l'arrachage des plantes destinées au forçage.

ch, chute des feuilles.

d, départ des bourgeons.

 $\frac{P}{S}$ rapport de l'Az protéique à l'Az soluble.

taux de l'azote protéique manifeste une tendance à la baisse, tant chez les feuilles que chez les fleurs.

Cette ascension si accusée du taux de l'azote protéique est le signe d'une protéogénèse accentuée, qui concourt à l'édification des tissus des organes néo-formés.

2° La teneur des *bourgeons* en *azote soluble* ne varie guère, elle non plus, pendant la saison froide. Elle subit, au moment du réveil

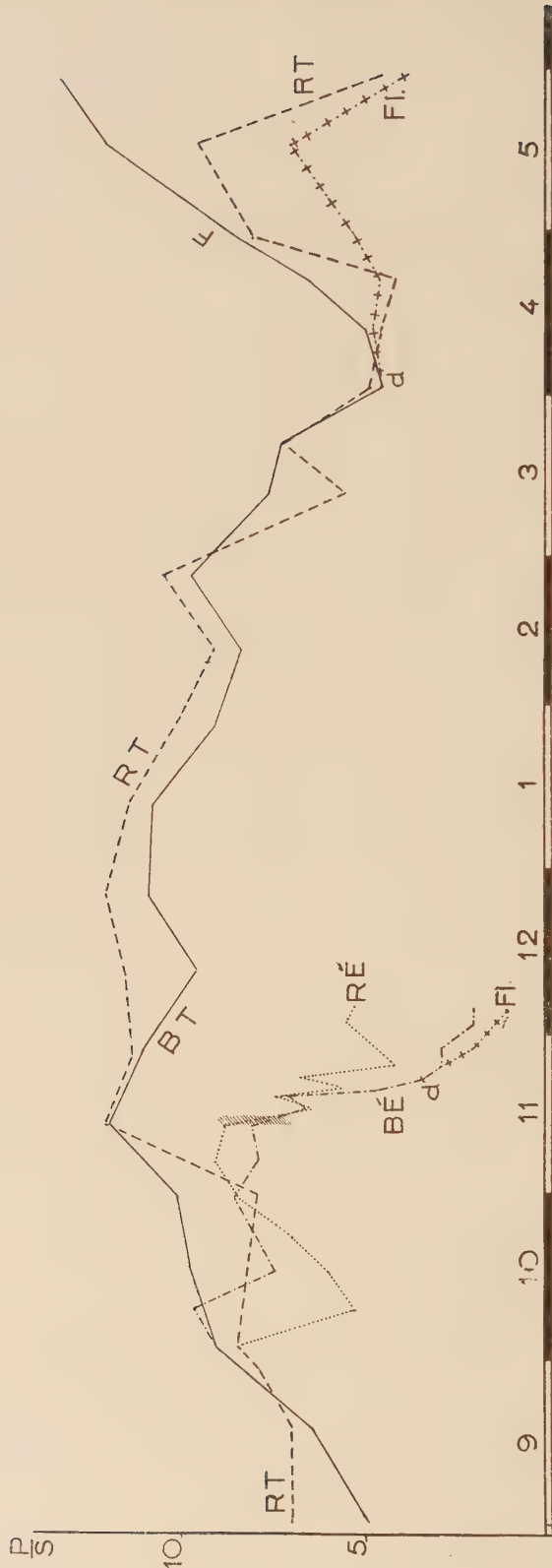


Fig. 4. — Représentation graphique des variations du rapport $\frac{P}{S}$ chez les Lilas forcés et chez les témoins cultivés en plein air. RE, rameaux éthérifiés; BE, bourgeons éthérifiés; RT et BT, rameaux et bourgeons témoins. F, fleurs; FI, fleurs; d, éclosion des bourgeons. Les chiffres en abscisses correspondent aux mois de culture, la région ombrée au séjour dans la vapeur d'éther.

de l'activité végétative, une hausse analogue à celle de l'azote protéique, quoique moins prononcée et se terminant à la même date. Elle fait place ensuite à une décroissance continue, un peu plus tardive pour les fleurs que pour les feuilles.

3^o Les mêmes remarques s'appliquent à l'azote des rameaux, jusqu'au 26 février, soit deux semaines avant les premières manifestations du retour de la vie active.

A cette date, les deux formes d'azote subissent, chez les rameaux, une augmentation bientôt suivie d'une baisse au moment où les bourgeons subissent un début de gonflement. Cette baisse se poursuit jusqu'à l'arrêt des expériences.

Dans l'ensemble, les variations de l'azote des produits solubles sont faibles chez les rameaux. Il est probable qu'au moment du réveil de la végétation, l'enrichissement en produits solubles qui devrait résulter dans les rameaux de la dégradation des matières protéiques ne peut avoir lieu, les produits solubles étant rapidement transportés vers les bourgeons pour y être resynthétisés, et servir à l'édification des tissus.

En ce qui concerne le rapport $\frac{P}{S}$ il se trouve en augmentation régulière pendant l'automne, tant chez les rameaux que chez les bourgeons. Il passe par un maximum le 12 novembre, puis s'abaisse parallèlement dans les deux organes étudiés, et, après quelques oscillations secondaires, il atteint un minimum très net le jour même de l'éclosion des bourgeons.

Puis $\frac{P}{S}$ augmente, rapidement et constamment chez les feuilles, temporairement et plus faiblement chez les rameaux, moins encore chez les fleurs.

Si l'on rapproche ces données de celles obtenues chez *Fagus* par COMBES, on constate que les résultats relatifs aux Lilas mettent en évidence des phénomènes à peu près comparables à ceux constatés chez le Hêtre : variations de substances azotées surtout accusées dans les bourgeons, témoignant d'une protéogenèse accentuée, mais se produisant plus tard que chez le Hêtre.

Nous avons maintenant les données indispensables pour entreprendre, comparativement, l'étude du régime azoté chez les Lilas soumis au forçage.

Azote des Lilas soumis au forçage.

DATE	RAMEAUX			BOURGEONS		
	Azote protéique	Azote soluble	$\frac{P}{S}$	Azote protéique	Azote soluble	$\frac{P}{S}$
a 2-10	0,911	0,107	8,50	2,107	0,233	9,09
9-10	0,686	0,129	5,31	1,958	0,203	9,64
16-10	0,831	0,134	6,17	2,132	0,281	7,58
23-10	0,774	0,107	7,14	1,990	0,250	7,99
30-10	0,940	0,116	8,10	2,187	0,267	8,19
6-11	0,908	0,099	9,11	2,104	0,263	7,99
+ 14-11	0,940	0,105	8,88	2,187	0,267	8,19
+ 16-11	0,959	0,148	6,45	1,974	0,300	6,57
18-11	0,912	0,122	7,42	2,304	0,317	7,27
20-11	0,755	0,132	5,69	2,662	0,546	4,88
d 22-11	0,714	0,104	6,78	3,293	0,913	3,60
24-11	0,813	0,187	4,32	3,569	1,150	3,15
28-11	0,755	0,153	4,91	{Fl 4,152	1,889	2,19
				{Fe 4,527	1,430	3,16
				{Fl 3,342	1,914	1,74
2-12	0,685	0,123	5,50	{Fe 4,283	1,887	2,26
				{Fl 2,900	2,882	1,35
5-12	0,558	0,101	5,35	{Fe 4,553	2,070	2,19

a, désigne la date de l'arrachage des plantes cultivées jusque-là en plein air ; les chiffres indiqués à cette date concernent donc des témoins et n'ont trouvé place dans ce tableau que pour faciliter la comparaison avec les chiffres suivants.

+ désigne les dates de l'entrée et de la sortie des enceintes de forçage

d, date du départ des bourgeons.

Fl, analyses de fleurs ; Fe, analyse de feuilles.

$\frac{P}{S}$ rapport de l'azote protéique à l'azote soluble.

Azote des Lilas soumis au forçage.

a) Séjour à l'abri.

L'azote protéique des bourgeons des plantes mises à l'abri subit de faibles oscillations dont la moyenne coïncide avec la valeur correspondante des témoins. L'azote soluble des bourgeons augmente légèrement par rapport à celui des témoins. Ses petites variations retentissent fortement sur la valeur du rapport $\frac{P}{S}$.

Tandis que ce rapport se maintient en hausse continue chez les bourgeons témoins, il s'abaisse rapidement chez les bourgeons des

plantes mises à l'abri, et ne reprendra plus sa valeur maximale, atteinte une semaine après l'arrachage.

Les mêmes remarques s'appliquent à l'azote des rameaux. Notons une baisse importante du rapport $\frac{P}{S}$ réalisée immédiatement après l'arrachage, et en relation avec une diminution de l'azote protéique.

En résumé, le séjour à l'abri n'amène de variations notables que pour le rapport $\frac{P}{S}$ se traduisant, chez les rameaux comme chez les bourgeons, par une forte oscillation vers le bas.

b) *Ethérisation. Mise en serre.*

Chez les rameaux des plantes forcées, l'éthérisation suivie du séjour en serre abaissent le taux de l'azote protéique et lui font prendre sensiblement les valeurs que présenteront les témoins au cours de leur développement normal. Comme chez les témoins également, l'azote soluble des rameaux n'offre à aucun moment de variations notables, et se trouve toujours en quantité très faible.

Les phénomènes les plus importants concernent les bourgeons. Chez ces organes, une légère diminution du taux de l'azote protéique se manifeste immédiatement après l'action de la vapeur d'éther. Dès que les plantes éthérisées sont portées en serre, les deux formes d'azote augmentent très rapidement et très fortement chez les bourgeons. En particulier, l'accumulation de l'azote soluble se montre beaucoup plus accusée que chez les bourgeons des témoins lorsqu'ils seront parvenus aux mêmes stades, et elle n'est suivie d'aucune baisse. Cette accumulation rend possible une protéogenèse rapide permettant l'édification active des tissus nouveaux.

En ce qui concerne le rapport $\frac{P}{S}$ chez les rameaux, l'éthérisation lui fait subir une brusque diminution, suivie, lors de la mise en serre, de trois oscillations à sommets décroissants rappelant celles qui caractérisent $\frac{P}{S}$ chez les rameaux des témoins, avant et après l'éclosion de leurs bourgeons.

Chez les bourgeons, le rapport $\frac{P}{S}$ subit, du fait de l'éthérisation

une brusque diminution qui s'accroît, lors de la mise en serre, après une seule oscillation, et se poursuit jusqu'au développement complet des fleurs. Il est remarquable que les bourgeons des plantes forcées éclosent lorsque $\frac{P}{S}$ a pris une valeur très faible, comparable à celle que l'on constate chez les plantes témoins lors de l'éclosion des bourgeons. En effet, les valeurs du rapport $\frac{P}{S}$ relatives à l'éclosion des bourgeons éthérisés et des bourgeons témoins sont les suivantes :

$$\begin{array}{lcl} \text{Bourgeons éthérisés (le 22-11)} & \frac{3,293}{0,913} & = 3,60. \\ \text{Bourgeons témoins (le 2-4)} & \frac{3,287}{0,710} & = 4,63. \end{array}$$

On voit que le taux de l'azote protéique est pratiquement identique dans les deux cas.

L'azote soluble présente comme nous l'avons vu, une valeur plus forte au moment de l'éclosion des bourgeons éthérisés.

Pour la même raison on ne constate en serre, après l'éclosion des bourgeons, aucun relèvement de $\frac{P}{S}$ comparable à celui qui caractérise la poussée des feuilles et des fleurs chez les plantes témoins au printemps.

L'action de l'éthérisation et de la culture en serre paraissent donc favoriser surtout l'accumulation de l'azote soluble dans les bourgeons. Le taux de leur azote protéique, quoiqu'il soit très élevé, est insuffisant pour amener en serre l'augmentation de $\frac{P}{S}$ constatée au printemps chez les feuilles et les fleurs. Ce déficit *relatif* en azote protéique est peut-être lié à l'insuffisance de l'assimilation chlorophyllienne due à la faible lumière de l'hiver ; la plante, malgré une protéogénèse active, n'utilise pas tous les matériaux azotés solubles qu'elle a à sa disposition.

Compte tenu de ces restrictions, le régime azoté des plantes forcées présente de grandes analogies avec celui des témoins lorsqu'ils parviennent aux mêmes stades de développement.

En résumé :

L'arrachage, puis l'éthérisation, placent immédiatement les tissus dans les conditions chimiques de la poussée végétative du

printemps. La mise en serre chaude et humide qui succède à l'éthérisation amène des variations du métabolisme azoté très voisines de celles que présenteront au printemps les plantes cultivées en plein air. L'accroissement d'azote soluble (1) mis à part, le forçage ne modifie pas la nature du métabolisme azoté qui caractérise l'entrée en vie active, mais il intervient en déclanchant ce métabolisme longtemps avant la date normale et il en accélère les diverses phases qui se succèdent alors en un temps environ sept fois moins long que le temps normal.

(1) DENNY et MILLER [51] après des expériences pratiquées en même temps que les miennes, ont noté un accroissement de l'azote soluble chez les Lilas forcés par la monochlorhydrine du glycol.

CHAPITRE III

VARIATIONS DU CONTINGENT GLUCIDIQUE CHEZ LE LILAS FORCÉ

En même temps que je poursuivais l'étude du régime azoté des Lilas au cours du forçage, j'ai tenté de suivre, chez les mêmes plantes, les variations du contingent glucidique. Une difficulté s'est présentée dès l'abord : La quantité de matière fraîche indispensable pour réaliser le dosage des glucides dans de bonnes conditions est d'environ 75 gr. ; il est facile de se procurer une telle quantité de matériel sur des rameaux ; mais, dès qu'il s'agit des bourgeons, le nombre de pieds de Lilas à sacrifier en vue d'un tel prélèvement devient si élevé que les conditions matérielles de mon travail ne m'ont pas permis de le faire. J'ai dû me borner à la seule étude des rameaux et me résigner à des résultats incomplets.

En vue de l'étude des glucides, des prélèvements de rameaux ont été effectués sur la série même des échantillons destinés à l'étude de l'azote, aux mêmes dates, et dans les mêmes conditions. La description qui a été faite au cours des pages qui précèdent me dispense de revenir sur les opérations de forçage et sur les phases du développement, tant des plantes forcées que des témoins. Par contre, je me vois obligé d'entrer dans quelques détails au sujet des méthodes analytiques dont j'ai fait usage. La technique de l'analyse des glucides présente en effet des difficultés particulières, du fait qu'il s'agit, non plus de doser quantitativement un corps simple, mais des composés organiques engagés dans des mélanges complexes. Les résultats obtenus par les divers auteurs divergent assez souvent, et tout contrôle est rendu impossible si les techniques employées ne sont pas suffisamment décrites.

Je me suis proposé dans ce travail de doser quantitativement dans les tissus des rameaux de Lilas les glucides suivants :

- 1° Le sucre réducteur libre.
- 2° Le saccharose.
- 3° Le syringoside.
- 4° Les glucides provenant de l'extrait aqueux du résidu de l'extraction alcoolique.
- 5° L'amidon.

Il y a lieu d'examiner : d'abord, la préparation des liqueurs renfermant les produits à doser, ensuite, les techniques analytiques biochimiques proprement dites.

A. Obtention des liqueurs sucrées.

1° *Fixation.*

Les organes récoltés sont pesés à l'état frais (1), hachés en menus fragments puis projetés par petites portions dans une quantité suffisante d'alcool à 95° bouillant additionné de carbonate de calcium précipité.

HÉRISSEY [90] puis MEUNIER [151] ont insisté sur la nécessité que l'ébullition de l'alcool ne soit pas interrompue au cours de la projection du matériel. Le traitement à l'alcool bouillant est prolongé pendant 20 minutes (2).

2° *Extraction par l'alcool.*

L'alcool de fixation est décanté dans un ballon à distiller. Le résidu est séché à froid (vide de la trompe à eau) puis réduit en poudre fine à l'aide d'un moulin à poivre. On obtient ainsi une poudre blanche que l'on transvase quantitativement dans de l'alcool bouillant. « C'est dans l'alcool titrant environ 60° que... l'extraction des glucides s'obtient le mieux » (MEUNIER [151] p. 59).

Le matériel est donc traité par l'alcool à 60° bouillant en présence de CO^3Ca , pendant 20 minutes. L'alcool refroidi est décanté et réuni à l'alcool de fixation.

On procède ensuite à une deuxième extraction à l'alcool à 60° dans les mêmes conditions. Ce troisième alcool est réuni aux deux premiers.

(1) La substance sèche des lots récoltés peut être calculée à partir de celle des échantillons correspondants destinés au dosage de l'azote.

(2) Les organes ainsi fixés peuvent être conservés pendant très longtemps, au contact de l'alcool de fixation, à l'obscurité, en fioles bien bouchées.

3° *Extrait aqueux.*

On distille l'extrait alcoolique au bain-marie, sous pression réduite, à moins de 60°, jusqu'à l'obtention d'un résidu sirupeux dépourvu d'alcool. Ce résidu est repris par l'eau à 60° en plusieurs fois. Les solutions aqueuses obtenues sont réunies dans une fiole jaugée de 200 cc. qui est ensuite complétée à l'eau distillée. On ajoute un peu de toluène pour stériliser le milieu.

4° *Défécation de l'extrait aqueux.*

L'extrait aqueux est filtré, puis divisé en deux portions.

La première A de 40 cc. servira au dosage des sucres réducteurs libres.

La seconde B est réservée pour les traitements bio-chimiques.

La portion A, est immédiatement déféquée au sous-acétate de plomb basique (liquide). C'est la partie la plus délicate de l'opération, car elle est susceptible d'occasionner des pertes de substances dosables. Le déféquant doit être ajouté en quantité minima pour que le précipité soit total, tout excès de sous-acétate faussant irrémédiablement les résultats.

Il est facile de s'en convaincre par des essais préalables. Voici, à titre d'exemple les résultats de dosages pratiqués après défécation à l'aide de quantités décroissantes de sous-acétate de plomb. (L'excès de plomb est éliminé par le sulfate de soude).

Sous-acétate de plomb : 3 cc. ; 2 cc. ; 1 cc. ; 0,9 (minimum).
Réducteur dosé p. 100 : 261 mg. ; 440 mg. ; 555 mg. ; 563 mg.

Pour diminuer le risque de telles erreurs, j'ai procédé de la façon suivante : L'expérience m'ayant montré que le précipité total est obtenu avec un peu plus de 1 cc. de déféquant pour 100 cc. cette quantité est ajoutée à la liqueur. Après 24 heures de repos, le précipité déposé laisse surnager un liquide clair. Quelques gouttes de sous-acétate ajoutées avec précaution permettent de constater la fin de la précipitation.

Ce procédé risque pourtant d'introduire une nouvelle erreur, par le fait que la liqueur est abandonnée 24 h. en milieu alcalin, et l'on sait que les solutions alcalines diluées des sucres sont susceptibles d'entraîner l'apparition de nombreux isomères (LOBRY de BRUYN).

Heureusement, cette transformation est peu rapide à la tem-

pérature ordinaire. Je ne vois d'ailleurs aucun moyen de l'éviter, la filtration immédiate des liqueurs déféquées étant le plus souvent impossible, et en tout cas susceptible d'entraîner des erreurs plus grandes encore.

5° *Elimination du plomb en excès.*

Le précipité plombique étant déposé, la liqueur est filtrée sur un entonnoir de Büchner et on essore avec précaution à la trompe à eau. Ici surgit une nouvelle difficulté. On ne peut éviter qu'une partie des glucides soit adsorbée par des précipités plombiques ; si l'on a soin d'essorer suffisamment le précipité et de le laver à l'eau chaude à plusieurs reprises, les pertes en sucres sont minimes (AUGEM [5] p. 460).

La liqueur filtrée n'étant pas destinée à l'hydrolyse, j'ai employé, pour éliminer l'excès de plomb, le sulfate de soude en solution aqueuse saturée au tiers.

Le précipité de sulfate de plomb est éliminé par filtration, puis la liqueur est neutralisée avec soin, surtout si elle doit être conservée quelque temps avant d'y doser le réducteur libre.

Ce dosage, comme tous ceux que j'aurai à décrire par la suite, est effectué à la liqueur de Fehling, suivant la méthode classique de G. BERTRAND.

Le chiffre brut obtenu concerne la liqueur qui a été diluée au cours de la défécation. Il est facile de le ramener au liquide dont on est parti, à l'aide de la formule suivante ;

$$x = y \left(1 + \frac{V_2 - V_1}{V_1} \right)$$

où y est obtenu par le dosage direct, V_1 le volume de la liqueur avant défécation, V_2 le volume final. x est la teneur en sucre réducteur pour 100 de liqueur primitive. Comme le volume initial est invariablement de 200 cc., $2x$ représente, en grammes la teneur en sucre réducteur libre : R_1 , des tissus soumis au dosage.

R_1 sera finalement rapporté à la substance sèche calculée.

6° *Application de la méthode biochimique.*

a) *Saccharose.*

La deuxième portion de la liqueur (150 cc. environ), non déféquée, est traitée par 0,75 gr. d'invertase en poudre préparée par le

procédé BOURQUELOT puis mise à l'étuve à 35°, avec un peu de toluène, dans un flacon bien bouché.

On sait que l'action de l'invertase ne s'arrête pas à la destruction du saccharose, et l'on doit faire quelques essais pour déterminer la durée minima du traitement. On procède, comme l'a indiqué DE CUGNAC [29] à la mesure de l'indice de réduction enzymolytique (1) qui, pour le saccharose est de 610 à 20°. Ce chiffre augmente si l'on dépasse la durée suffisante pour l'hydrolyse du saccharose et la quantité de réducteur formé augmente un peu, s'il y a des lévuloses, par suite de l'hydrolyse de ceux-ci. J'ai pu m'assurer qu'il n'en était pas ainsi chez le Lilas et que la durée de contact avec l'invertase pouvait être prolongée sans risques, même pendant 48 heures, comme l'a fait d'ailleurs VINTILESCO [225] (p. 25).

Après cette opération, une partie de la liqueur hydrolysée est prélevée, filtrée, et déféquée comme précédemment. On dose ensuite le sucre réducteur, ici du sucre interverti, par la méthode de G. BERTRAND. On calcule R_2 taux du sucre réducteur après hydrolyse par l'invertase.

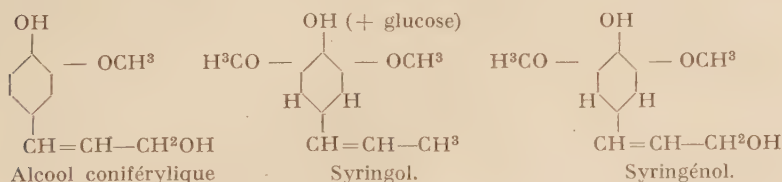
La teneur S en saccharose est :

$$S = (R_2 - R_1) 0,95.$$

b) Dosage du syringoside.

VINTILESCO a montré que dans les tissus de Lilas on rencontre, un hétéroside hydrolysable par l'émulsine : le syringoside, découvert par BERNAYS en 1841. Sa formule brute est $C^{17}H^{24}O^9$, son point de fusion 190-192°, son pouvoir rotatoire $[\alpha]_D = -17^\circ 1$.

Son aglycon est un alcool aromatique, le syringol, représentant l'alcool coniférylique méthoxylé.



(1) Nombre de milligrammes de sucres réducteurs dont la formation dans 100 cc. de liqueur correspond à un changement de déviation de 1° au tube de 2 décimètres.

L'hydrolyse du syringoside fournit une molécule de glucose et une molécule de syringénol (alcool méthyloxyconiférylique, qui diffère du syringol par une fonction alcool primaire placée comme celle de l'alcool coniférylique) :



Dans ces conditions, 1 gr. de glucose provient de 2,066 gr. de syringoside ; comme les tissus du Lilas ne renferment pas d'autre hétéroside hydrolysable par l'émulsine, il est donc facile d'y doser le syringoside. J'ai opéré de la façon suivante :

Après l'action de l'invertase, cette diastase est détruite dans la liqueur qui la renferme par une ébullition de quelques instants. La liqueur (100 cc.) filtrée, est traitée par 0,25 gr. d'émulsine en poudre préparée selon la technique de DENIGÈS [37] (p.358) et portée ensuite à l'étuve à 35°.

L'hydrolyse est complète au bout de trois jours.

La liqueur finale, déféquée, est dosée selon G. BERTRAND. On obtient ainsi, après corrections, une valeur R_3 de glucose, telle que $R_3 - R_2$ représente le réducteur provenant de l'hydrolyse diastasi-que du syringoside.

$$(R_3 - R_2) \ 2,066$$

donnera, d'après ce qui précède, la teneur pour 100 de la liqueur en syringoside. Le chiffre obtenu est enfin ramené à 100 parties de matière sèche calculée.

Contrôle polarimétrique des dosages.

Avant chaque dosage par la méthode chimique, il a été fait une lecture polarimétrique de la déviation correspondant aux diverses liqueurs.

Si les dilutions des liqueurs sont variées, les angles lus en minutes seront transformés en fractions décimales de degré puis multipliés par le coefficient de dilution. On aura ainsi :

$$\alpha_1 \quad \alpha_2 \quad \alpha_3 \quad \text{correspondant à } R_1 \quad R_2 \quad R_3.$$

Les calculs donnent des résultats quelque peu différents suivant les données admises pour caractériser les divers sucres.

Si S gr. est la teneur en saccharose, si l'on admet — 19°6 pour le pouvoir rotatoire du sucre interverti, 64°3 pour le pouvoir rotatoire du saccharose à 20°, comme 1 gr. de saccharose fournit 1,052gr. de sucre interverti, on a, les lectures étant faites au tube de 2 dm. :

$$\begin{aligned}\alpha_2 - \alpha_1 &= \text{sucre interverti} - \text{saccharose} \\ &= -\frac{2}{100} \times 19,6 \times 1,052S - \frac{2}{100} \times 64,3S \\ &= -1,6984 S.\end{aligned}$$

$$\text{D'où } S = \frac{\alpha_1 - \alpha_2}{1,6984} = (\alpha_1 - \alpha_2) 0,5887.$$

$\alpha_1 - \alpha_2$ étant exprimé en fraction décimale de degré.

Si l'on part des indices de réduction enzymolytiques du saccharose, 600 à 15°, 610 à 20°, on aura :

$$\begin{aligned}S &= (\alpha_1 - \alpha_2) 600 \times 0,95 = (\alpha_1 - \alpha_2) 0,57 \text{ à } 15^\circ \\ \text{et } S &= (\alpha_1 - \alpha_2) 0,579 \text{ à } 20^\circ.\end{aligned}$$

coefficients un peu plus faibles que le précédent.

Pratiquement, c'est le premier coefficient qui m'a fourni les meilleures coïncidences avec les résultats provenant de l'analyse chimique.

Au cours de ce travail, chaque analyse pondérale a été accompagnée d'une mesure polarimétrique. Dans l'exposé des résultats, j'ai toujours préféré ceux qui m'ont été fournis par l'analyse pondérale, les lectures polarimétriques fournissant des résultats moins précis.

A titre d'exemple, voici quelques résultats obtenus avec les deux méthodes. Les valeurs indiquées expriment le saccharose total, en grammes :

Date	Dosage Fehling	Dosage polarimétrique.	Différence
12 nov. ...	0,939	0,912	3 %
16 nov. ...	1,190	1,140	5 %
18 nov. ...	0,873	0,912	4 %

Calcul de la teneur en syringoside.

Si $\alpha_3 - \alpha_2$ (corrigés) est exprimé en fraction décimale de degré, comme une déviation de 1° correspond à la formation de 0,57 gr. de glucose

$(\alpha_3 - \alpha_2) 0,57$ représente la quantité de glucose obtenue par hydrolyse.

Comme 1 gr. de glucose provient de 2,066 gr. de syringoside on aura la teneur en syringoside de la liqueur :

$$\begin{aligned}\text{Sy} &= (\alpha_3 - \alpha_2) 0,57 \times 2,066. \\ &= (\alpha_3 - \alpha_2) 1,177.\end{aligned}$$

La coïncidence des résultats obtenus par cette méthode avec ceux des analyses pondérales est moins bonne que dans le cas du saccharose. Cela provient des faibles quantités de syringoside

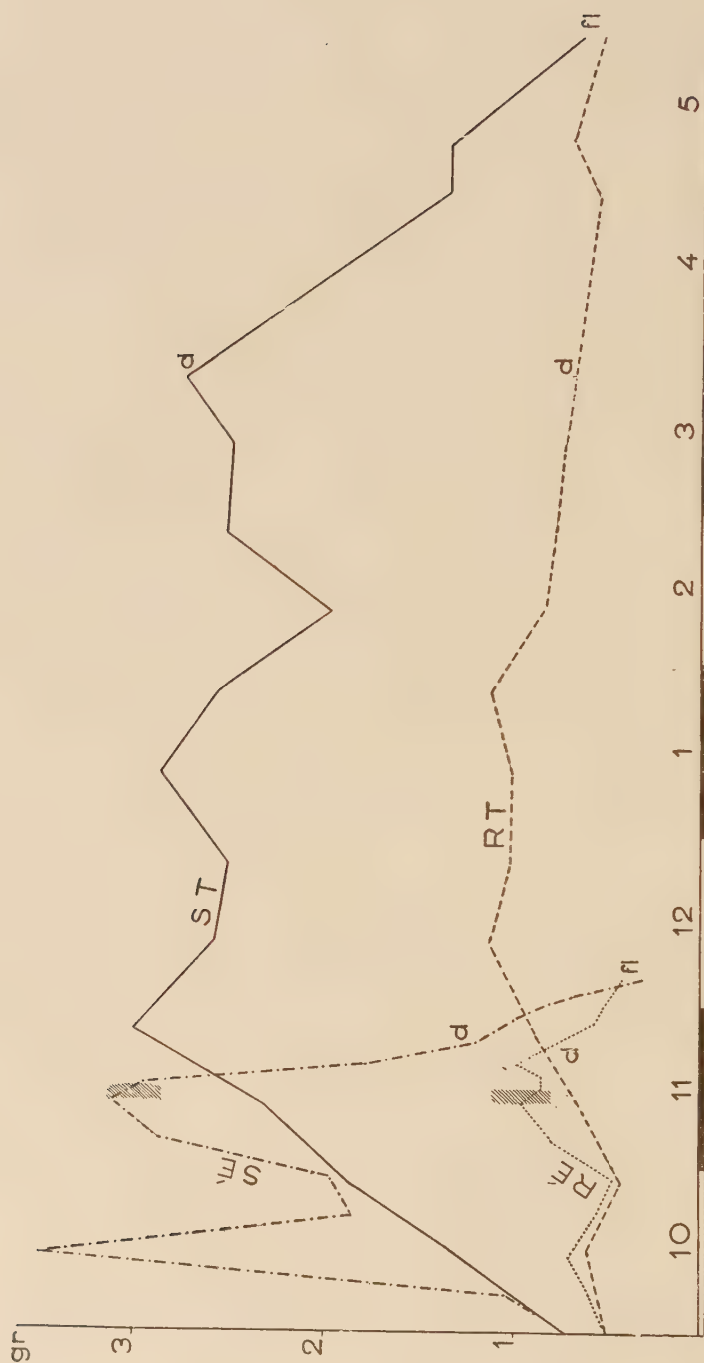


Fig. 5. Représentation graphique des variations de quelques glucides chez les Lilas forcés et chez les témoins cultivés en plein air. RE, SE, réducteur libre et saccharose des rameaux étherisés; RT, ST, réducteur libre et saccharose des rameaux témoin; d, date du départ des bourgeons; fl, date de la floraison.

Les chiffres portés en abscisses indiquent les mois de culture, la région ombrée, le séjour dans l'éther.

présentes dans les solutions. On admet d'ordinaire que l'erreur possible à la lecture polarimétrique est de $\pm 1'$. Comme il est fait deux lectures dont les résultats sont retranchés, dans le cas le plus défavorable l'erreur sera de $2'$. Or, l'écart des déviations étant parfois de l'ordre de $10'$, l'erreur possible atteint 20%.

Extraction par l'eau du matériel épuisé par l'alcool.

La poudre d'organes provenant de l'extraction alcoolique est séchée, puis abandonnée au contact de l'eau à 35° pendant 3 jours.

Après cette macération, on sépare une liqueur visqueuse qui renferme des matières pectiques hydrolysables par les acides (V. GRANDSIRE [75].)

Le traitement de cette liqueur par l'acide chlorhydrique à 5% pendant 25 min. à l'autoclave à 120° a été choisi comme fournissant le maximum de sucres réducteurs. Ceux-ci sont dosés selon G. BERTRAND après neutralisation de la liqueur.

Dosage de l'amidon.

Le résidu de l'extraction aqueuse est repris par l'eau bouillante pendant 25 min. L'amidon des tissus est ainsi transformé en empois. Le liquide donne alors une coloration bleue en présence d'iode.

Après refroidissement, on ajoute à la liqueur 0,5 gr. d'amylase pure (1) en poudre pour 100 cc., et on abandonne le mélange à l'étuve à 35° pendant 6 jours.

L'empois est alors transformé en maltose, sucre réducteur dosable selon G. BERTRAND.

La quantité de maltose trouvée est proportionnelle à la teneur en amidon.

Si l'on admet que l'amidon fournit les $9/10^{\text{e}}$ de son poids de glucose, comme l'on sait que 1 gr. de maltose fournit 1,052 gr. de glucose on aura approximativement la teneur en amidon en multipliant la quantité de maltose trouvée par $1,052 \times 0,9$ soit 0,946.

B. Résultats des analyses.

Dans le tableau de la p. 169, les chiffres représentent les quantités de glucides rapportées à 100 de matière desséchée. Exami-

(1) La méthode mise au point par Mme SOSA-BOURDOUIL [208] qui consiste à faire agir sur l'empois certains extraits pancréatiques (donnant finalement du glucose) n'avait pas encore été publiée à cette époque.

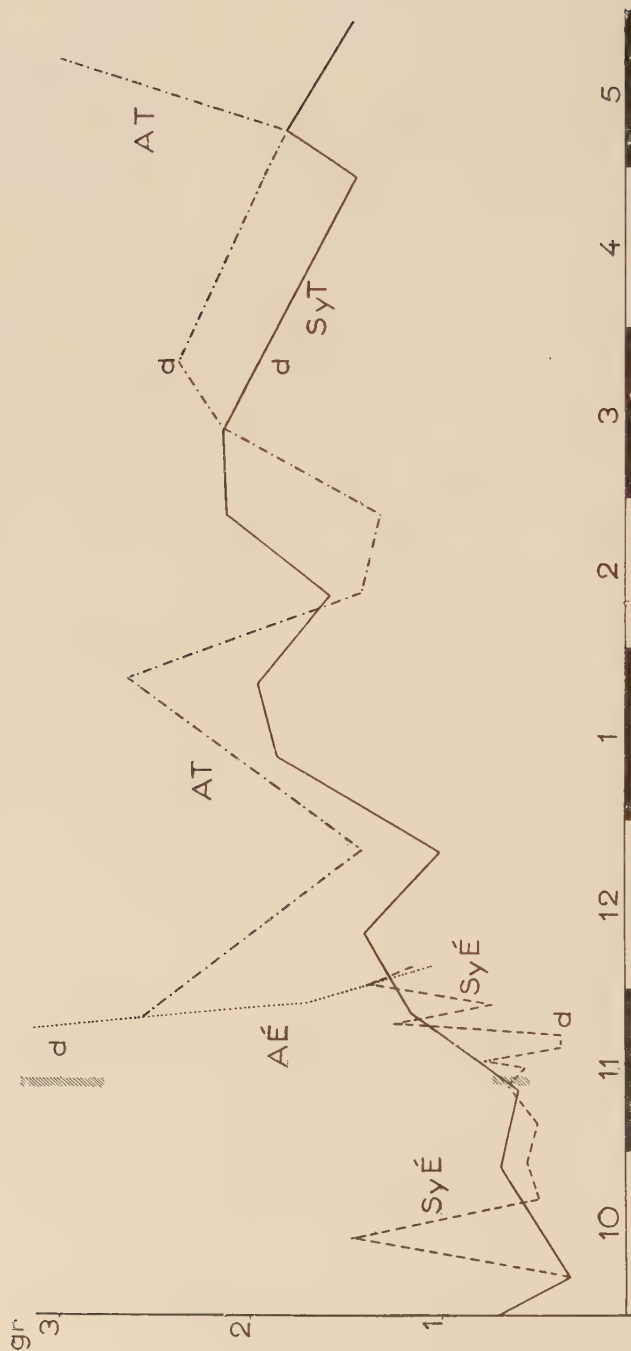


Fig. 6. — Graphique représentant les variations de l'amidon et du syringoside chez les Lilas forcés et chez les témoins cultivés en plein air. É, plantes éthérées; T, plantes témoin. A, amidon; Sy, syringoside; d, date du départ des bourgeons. Les chiffres portés en abscisses indiquent les mois de culture. La région ombrée représente le séjour dans la vapeur d'éther.

Variations du contingent glucidique chez le Lilas forcé. (1).

RAMEAUX DES LILAS SOUMIS AU FORÇAGE.						RAMEAUX DES LILAS TÉMOINS CULTIVÉS EN PLEIN AIR							
DATE	ÉTAT DE LA PL.	R. libre	Sacch.	Syring	Mal- tose de l'Ami- don	Réd. de l'EX. aq.	DATE	ÉTAT DE LA PL.	R. libre	Sacch.	Syring	Mal- tose de l'Ami- don	Réd. de l'EX. aq.
2 oct.	arrachage.....	0,532	0,734	0,723			2 oct.		0,532	0,734	0,723		
9 oct.		0,609	1,039	0,345			17 oct.		0,613	1,345	1,591		
16 oct.	séjour	0,717	3,510	1,486			29 oct.	chute	0,462	1,862	0,708		
23 oct.	à	0,584	1,847	0,494			12 nov.	feuilles	0,654	2,309	0,593		
30 oct.	l'abri	0,486	1,973	0,552			26 nov.	feuilles tombées...	0,904	2,997	1,149	2,562	0,550
6 nov.		0,795	2,863	0,508			12 déc.		1,135	2,573	1,396	1,956	0,535
14 nov.	mise à l'éther.....	0,964	3,120	0,647			26 déc.		1,031	2,518	1,007	1,403	0,516
16 nov.	sortie de l'éther...	0,858	2,958	0,519			12 jan.		1,021	2,846	1,835	—	0,414
18 nov.	en serre.....	0,850	2,252	0,773			27 jan.		1,130	2,561	1,958	2,642	0,543
20 nov.		0,989	1,736	0,373			11 fév.		0,883	1,946	1,570	1,410	0,757
22 nov.	Éclosion des bourg.	0,772	1,354	0,376			26 fév.		0,796	2,538	2,122	1,322	0,778
24 nov.		0,577	1,194	1,263	3,142	0,558	13 mars		0,750	2,476	2,142	2,159	0,756
28 nov.	Fleurs. Feuilles...	0,519	1,015	0,730	1,725	0,796	27 mars	éclosion des bourg.	0,704	2,759	2,009	2,360	1,888
2 déc.		0,505	0,760	1,376	1,328	0,524	28 avr.		0,588	1,355	1,440	1,915	3,083
5 déc.	Fleurs épanouies...	0,455	0,331	1,140	1,023	0,482	7 mai..		0,697	1,347	1,800	1,802	0,987
							27 mai	fleurs fanées.....	0,536	0,662	1,440	2,975	—

(1). Les résultats sont rapportés à 100 de matière sèche.

nous les résultats numériques en commençant par l'étude du sucre réducteur et du saccharose.

Chez les plantes éthérisées comme chez les témoins, les rameaux présentent une teneur en *sucré réducteur* constamment faible. Comme il s'agit d'une forme de glucide particulièrement mobile, il est probable que ce sucre est en circulation dans les rameaux, soit en partie brûlé par la respiration, ou utilisé dans des synthèses.

L'examen des graphiques montre que le sucre réducteur libre subit, du fait de l'éthérisation, une chute rapide, qui se poursuit, au delà de l'éclosion des bourgeons, jusqu'à l'épanouissement des fleurs. On observe une chute semblable, quoique beaucoup plus lente, chez les rameaux des Lilas témoin, depuis la fin de janvier jusqu'à la floraison.

Quant au *saccharose*, il se trouve le jour de l'arrachage à un taux très bas. Cette opération lui fait subir des perturbations considérables. Augmentation rapide suivie d'une baisse, puis d'une nouvelle augmentation pendant le séjour à l'abri des Lilas arrachés. A la même époque, le saccharose des rameaux des témoins subit une augmentation régulière.

Immédiatement après l'éthérisation, le taux du saccharose a subi une faible baisse qui s'accroît dès la mise en serre et se poursuit jusqu'à l'époque de la floraison. On constate un phénomène analogue chez les témoins à l'époque de la reprise de la végétation. Mais, tandis que chez ces dernières plantes l'éclosion des bourgeons se produit lorsque la teneur en saccharose des rameaux passe par un maximum, cette teneur est très faible, au contraire lors du réveil de la végétation des plantes forcées.

Variations du syringoside.

J'ai pu déceler la présence de syringoside dans les rameaux des Lilas, à tous les stades de la végétation, tant chez les plantes éthérisées que chez les témoins cultivés en plein air. Chez ces derniers, la teneur des rameaux en syringoside subit une croissance continue, avec des oscillations régulières, depuis le 9 octobre jusqu'au 13 mars, date où se prépare le réveil de l'activité végétative. Le taux du syringoside manifeste alors une certaine tendance à la baisse. Dans l'ensemble, le syringoside des rameaux témoins paraît être détruit partiellement, puis reconstitué d'une façon régulière.

Pour ce qui est des plantes mises à l'abri, le syringoside de leurs rameaux subit d'abord un accroissement brusque suivi d'une baisse, dessinant une oscillation identique à celle du saccharose.

Rien n'est plus ensuite à noter, jusqu'au moment de l'éthérisation. Cette opération fait subir au syringoside une faible baisse rapidement suivie de trois oscillations à sommets montants, comparables aux trois oscillations observées chez les témoins pendant la durée de l'hiver, mais portant sur des taux beaucoup plus faibles.

En somme, sauf au moment de l'arrachage, la caractéristique du syringoside paraît être une évolution oscillante régulière, lente et de grande amplitude chez les plantes témoins, très rapide et portant sur de faibles taux chez les plantes éthérisées.

Evolution de l'amidon.

Mes dosages d'amidon n'ont commencé qu'à une période assez tardive et je ne puis indiquer ici que des résultats incomplets.

Lors du séjour en serre la teneur en amidon subit une chute verticale qui n'est suivie d'aucun relèvement. Les conditions du milieu : faible lumière, chaleur intense concourent à la production d'hydrolyses et de combustion respiratoire.

Chez les témoins, notons de grandes oscillations, très approximativement parallèles à celles du syringoside, et se terminant sur un maximum vers le temps de la floraison. Il n'y a aucun parallélisme entre la diminution de l'amidon et l'augmentation des sucres réducteurs libres.

Réducteur provenant de l'hydrolyse de l'extrait aqueux.

Je ne puis donner qu'une analyse encore plus succincte de l'évolution de ces produits, dont je n'ai fait qu'une étude sommaire.

Chez les plantes éthérisées, les teneurs observées pendant l'évolution végétative sont très faibles. Chez les témoins, elles subissent un relèvement accentué un peu avant l'éclosion printanière des bourgeons, puis une baisse rapide vers le temps de la floraison.

C. Conclusions

Nous avons vu précédemment que le forçage n'entraîne que de faibles variations dans le métabolisme azoté des rameaux de Lilas. Les changements sont plus considérables pour ce qui concerne

les glucides, mais les résultats sont d'une interprétation malaisée par suite de l'absence d'une étude parallèle des bourgeons.

Le séjour des plantes à l'abri entraîne d'importantes perturbations qui affectent la teneur des rameaux en saccharose et en syringoside.

Quant à l'effet immédiat de l'éthérisation, il consiste dans un abaissement, d'ailleurs faible, du taux de tous les glucides étudiés : sucre réducteur libre, saccharose, syringoside.

Au cours du séjour en serre, on constate une diminution progressive de la teneur des rameaux en réducteur libre, une réduction rapide et considérable du taux de l'amidon et du saccharose, une augmentation oscillante du syringoside.

Dans l'ensemble, ces phénomènes sont à rapprocher de ceux qui se produiront chez les témoins évoluant vers la reprise de la vie active. Toutefois les plantes fleuries après éthérisation ne reconstituent pas d'amidon et peu de syringoside, alors que c'est l'inverse chez les témoins parvenus aux mêmes stades.

B) ÉTUDE DU MUGUET FORCÉ

Après avoir exécuté sur le Lilas les expériences qui viennent d'être rapportées, comme il devenait impossible de sacrifier un plus grand nombre d'exemplaires pour poursuivre l'étude de cette plante, j'ai procédé à diverses tentatives de forçage sur d'autre matériel, en l'espèce des graines de Pois et de Ricin. Tous ces essais ont échoué, sans que j'aie pu d'abord en comprendre la raison. J'ai appris par la suite que les semences qui m'étaient livrées par les spécialistes avaient préalablement subi l'action de desséchants et se trouvaient mises par là dans la possibilité de germer immédiatement dans un milieu approprié. Elles se trouvaient dans la période « d'inactivité contrainte ».

Ces échecs m'ont néanmoins permis de vérifier que, dès qu'un agent de forçage a agi, mettant les organes dans les conditions du réveil de la croissance, tout autre agent appliqué ultérieurement ne peut jouer qu'un rôle inutile ou nuisible.

J'ai alors songé à m'adresser à *Convallaria maialis*, plante connue pour sa sensibilité aux divers agents de forçage et couramment traitée dans l'industrie, soit par le froid, l'eau chaude, ou la vapeur d'éther.

J'ai pratiqué une première série d'essais, à l'aide de ce dernier agent, appliqué dans les mêmes conditions que pour le Lilas, sur du Muguet récolté en forêt, au mois d'octobre. Les résultats de ces tentatives furent, sinon nuls, du moins si médiocres que je ne pouvais dans ces conditions songer à une étude chimique.

Ces échecs sont peut-être dus à ce que le Muguet arraché supporte mal une mise à l'abri préalable à l'éthérisation comme celle que l'on fait subir aux Lilas. D'après l'opinion des praticiens, il est plus probable que le Muguet de forêt ne réalise pas les conditions internes nécessaires pour donner une reprise de croissance régulière à la suite des traitements de forçage. Comme dans le cas du Lilas,

la reprise anticipée de la vie active après éthérisation n'est réalisée que si le Muguet a subi une longue culture préalable sur un sol riche, le conduisant à accumuler des substances nutritives en quantité suffisante pour pouvoir fournir une poussée de croissance en plein hiver, dans les conditions de la serre, où la chaleur élevée stimule les processus d'oxydation et où la lumière insuffisante est défavorable aux synthèses. Cela étant, je me suis procuré une variété améliorée de *Convallaria maialis* dite « Muguet à grandes fleurs » dont les bourgeons de repos atteignent des dimensions quatre ou cinq fois plus fortes que celles du Muguet de forêt.

Les faibles dimensions de cette plante permettent une éthérisation facile au laboratoire dans les conditions que voici :

Technique opératoire. — Les souches sont raccourcies au sécateur de façon à les réduire à une longueur d'environ 6 cm. On a soin d'opérer sur des griffes suffisamment sèches. Celles-ci sont introduites, au nombre d'une cinquantaine, dans des flacons à goulot large d'une capacité de 2 l.200. L'éther est ensuite introduit dans une petite capsule. Le volume correspondant à 1 gr. de ce liquide étant 1 cc.39, une dose de 0,4 gr. par litre d'air correspond à 1,223 cc. J'ai réussi à mesurer assez facilement un aussi faible volume avec une petite pipette graduée de précision à laquelle était adaptée une poire de compte-goutte. Dès que la boule supérieure de la pipette est saturée de vapeur d'éther, le liquide cesse de s'écouler spontanément à la base et l'on peut opérer avec sécurité. J'ai pu apprécier ainsi des volumes de l'ordre du demi-dixième de cc.

L'éther une fois introduit, le flacon est bouché au liège paraffiné, luté avec beaucoup de soin par plusieurs couches de paraffine fondue, puis abandonné 48 h. ou 72 h. à l'obscurité et à température constante (1) (13° à 15°).

Après l'éthérisation, certaines griffes étant réservées pour divers dosages, les autres ont été portées rapidement dans la serre d'essais du Jardin des Plantes, où règne une température de 23-25° et une humidité saturante.

Des prélèvements y étaient effectués à différents stades du développement, sur des plantes aussi semblables que possible tant par leur aspect que par la phase de leur évolution.

(1) Ces conditions sont réalisées dans les caves profondes de la Sorbonne.

Quant aux témoins, ils ont été cultivés dans un jardin des environs de Paris, dans des conditions de lumière tamisée par des arbres, sur un terrain où des souches de Muguet ordinaire avaient crû pendant trente ans.

Prélèvements.

La morphologie externe des souches est l'occasion d'une difficulté déjà rencontrée par MÜLLER-THURGAU et SCHNEIDER-ORELLI [165] à propos d'une étude sur les variations de l'activité diastasique de la même plante traitée par le bain tiède (1). Les auteurs durent se limiter à l'analyse des seuls bourgeons : « il a été procédé ainsi à cause de la diversité extraordinaire des organes souterrains, qui ne laissaient guère d'espoir d'obtenir des résultats comparables ».

Par ailleurs, on sait, depuis JOHANSEN [104], et le fait a été vérifié depuis par plusieurs auteurs, que l'action de l'éther s'exerce sur les bourgeons et que les mêmes vapeurs appliquées aux autres organes ne jouent aucun rôle quant au réveil ultérieur de la végétation. Ces deux remarques m'ont incité à borner mes analyses aux parties aériennes des plantes étudiées.

Les conditions de mes expériences m'ont permis de rapporter les résultats trouvés non plus à 100 parties de matière sèche, mais à 100 organes. R. COMBES a maintes fois insisté sur l'utilité de cette façon de faire.

Composition chimique des tissus de Convallaria.

Avant d'entreprendre une étude chimique de cette plante, il n'est peut-être pas inutile de rappeler brièvement les données actuelles sur la composition de ces divers tissus. Les voici, d'après WEHMER [242] :

Les parties aériennes renferment deux hétérosides, la convallarine et la convallamarine, lévogyres, une huile essentielle (0,058%), une substance cristallisable $C^{20}H^{40}O^5$ de P.F. = 61°. Il y aurait aussi de l'asparagine, de l'acide malique, de l'acide citrique, de l'acide chélidonique.

(1) Les résultats furent négatifs, par suite de l'époque tardive des expériences.

Les fleurs renferment une substance odorante cristallisable, une huile essentielle, et du farnésol.

Les rhizomes contiennent divers acides, un sucre non cristallisable, une résine colorée.

Les hétérosides cités ne se trouvent guère que lorsque la plante est en fleurs, et encore dans une très faible proportion. La technique de leur isolement est complexe et les quantités de matériel dont j'ai disposé ne m'ont permis ni cet isolement, ni le dosage des deux hétérosides du Muguet.

Mon étude du Muguet a trait au métabolisme de l'azote, du phosphore, et des glucides, au cours du forçage.

CHAPITRE PREMIER

LE MÉTABOLISME DE L'AZOTE CHEZ LES BOURGEONS DE MUGUET FORCÉ [190].

Avant tout autre travail, il convenait de rechercher si le Muguet se comportait de la même façon que le Lilas du point de vue des variations de son régime azoté sous l'influence du forçage à l'éther.

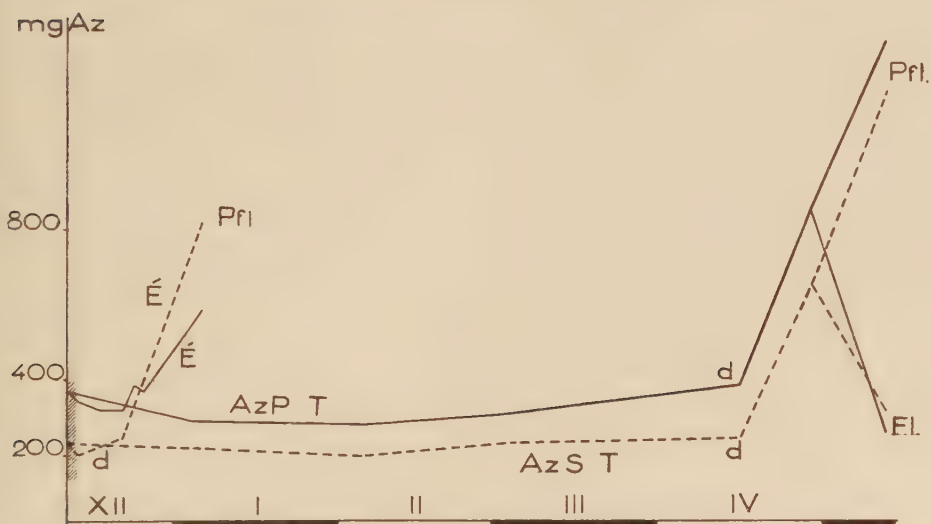


Fig. 7. — Représentation graphique des variations de l'azote chez le Muguet forcé et chez les témoins cultivés en plein air. É, plantes éthérisées; T, plantes témoin; Az P, azote protéique; AzS, azote soluble; d, éclosion des bourgeons; Fl, fleurs seules; Pfl, plantes fleuries. I, II..., indiquent les mois de culture, la région ombrée, le séjour dans la vapeur d'éther.

Tandis que la chaleur humide des serres, employée seule, ne provoque pas le départ de la végétation du Lilas en plein hiver, celle-ci est en général suffisante (sauf pendant le « repos vrai ») pour permettre au Muguet d'atteindre la floraison. Mais la croissance est

lente, le rendement médiocre. L'intervention préalable de la vapeur d'éther accélère le développement et produit des hampes florifères vigoureuses.

J'ai opéré à peu près de la même manière que lors de mes essais sur le Lilas. Dose d'éther : 0 g.4 par litre d'air, pour un séjour de 48 heures. Température de la serre : 23-25° C. Dans ces conditions, en décembre-janvier, les fleurs sont complètement épanouies au bout de trois semaines environ. Remarquons que le forçage pratiqué au début de l'hiver stimule uniquement la poussée des hampes florales, tandis qu'en février-mars, on obtient des plantes feuillées analogues à celles qui se développent en plein air dans les conditions normales.

Dans le tableau suivant, les quantités d'azote sont rapportées à 100 bourgeons (ou hampes florifères issues de ces bourgeons); P/S représente le rapport de l'azote protéique à l'azote soluble.

DATE	ÉTAT DE LA PLANTE	EAU %	AZOTE PROTÉIQUE (mg.)	AZOTE SOLUBLE (mg.)	$\frac{P}{S}$
<i>Azote des plantes forcées.</i>					
12 déc....	Bourgeons normaux ..	74,4	362	228	1,589
14 déc....	Après éthérisation....	74,7	337	201	1,693
18 déc....	Éclosion des bourgeons	75,9	317	217	1,465
22 déc....	Plantes de 4 cm.....	82,7	320	242	1,326
24 déc....	— 6 cm., 5....	86,5	389	324	1,198
26 déc....	— 7 cm., 5....	87,8	372	380	0,977
5 janv...	Plantes fleuries.	87,5	588	819	0,717
<i>Azote des plantes témoin en plein air.</i>					
3 janv...	Bourgeons normaux...	76,2	292	217	1,347
5 fév...	— ..	75,8	281	196	1,441
5 mars...	— ..	74,9	304	227	1,339
15 avril...	Éclosion des bourgeons	82,7	382	243	1,567
29 avril...	Plantes de 11 cm.....	88,6	858	654	1,320
13 mai...	Plantes fleuries.....	87,7	1312	1176	1,115
—	Fleurs seules.....	89,3	248	308	0,806

Ces chiffres, ainsi que les graphiques qui les accompagnent montrent que l'entrée en vie active correspond à un accroissement rapide et prononcé des deux formes d'azote, aussi bien chez les plantes forcées que chez les témoins. Mais l'accumulation de l'azote soluble se montre plus forte chez les plantes éthérisées que chez les

témoins lorsqu'ils sont parvenus à des stades identiques de développement.

Quant au rapport P/S, il subit, dès la mise en serre des plantes éthérisées, une brusque diminution qui s'accroît très régulièrement jusqu'à la floraison. Une chute comparable de ce rapport se manifeste chez les plantes cultivées en plein air à partir de l'époque d'éclosion de leurs bourgeons. La valeur particulière de P/S relative à cette éclosion se trouve au voisinage de celle observée au même



Fig. 8. — Représentation graphique des variations du rapport $\frac{P}{S}$ chez le Muguet éthérisé et chez les témoins cultivés en plein air. Région ombrée, durée du séjour dans la vapeur d'éther. P.E., plantes éthérisées ; T, plantes témoins ; d, éclosion des bourgeons ; Fl, fleurs seules ; Pfl, plantes fleuries. I, II..., indiquent les mois de culture.

stade chez les plantes forcées : valeur maxima chez les témoins, en légère baisse chez les plantes éthérisées. Notons l'abaissement considérable du taux des deux formes d'azote ainsi que de P/S chez les fleurs des plantes témoin, alors que la plante entière accuse des valeurs élevées.

Ces constatations sont semblables à celles que l'étude du Lilas m'a permis d'établir. Remarquons toutefois que chez le Lilas (éthérisé et témoin), l'éclosion des bourgeons correspond à une valeur très faible de P/S, alors que le phénomène inverse a lieu chez le Muguet.

Il resterait à discuter l'influence immédiate de l'éthérisation. Comme cette question est traitée dans les pages qui suivent, je me borne à constater que les valeurs de P/S avant et après l'éthérisation, correspondent à une augmentation de 0,104 à la suite de l'éther.

Ce chiffre est trop faible pour avoir une signification physiologique certaine.

En résumé, à part les réserves indiquées plus haut, on peut admettre que les conclusions d'ensemble formulées au sujet du métabolisme azoté du Lilas forcé s'appliquent au Muguet traité dans des conditions analogues.

CHAPITRE II

INFLUENCE IMMÉDIATE DE L'ÉTHÉRISATION A DIVERSES DOSES SUR LA TENEUR EN AZOTE DES BOURGEONS DE MUGUET.

Je viens de constater le peu d'influence que paraît avoir l'éthérisation sur le rapport P/S au cours d'un essai de forçage du Muguet. D'autres analyses m'ont fourni des variations divergentes — 0,064 et + 0,251 (différences entre P/S avant et après éthérisation). Il semble donc que l'éther n'ait pas d'influence sensible immédiate sur la teneur en azote chez les bourgeons de Muguet, forcés à la dose de 0,4 gr. par litre d'air. En est-il de même si l'on soumet la même plante à un traitement plus prolongé, dans une atmosphère plus riche en vapeurs anesthésiques ?

Pour résoudre cette question, j'ai procédé à des essais de forçage par éthérisation à des doses variables. Pour cela, j'ai laissé séjourner pendant 72 h., vers décembre-janvier, des séries de souches de *Convallaria* dans des enceintes de forçage renfermant :

0,4 ; 0,6 ; 0,8 ; 1 ; 1,2 ; 2 ; 3 ; 4 gr. d'éther par litre d'air.

Immédiatement après cette opération, chaque série a été divisée en deux lots. L'un de ces lots est porté en serre chaude et humide en vue d'étudier son comportement ultérieur. Sur l'autre, les bourgeons sont détachés des souches et soumis au dosage de l'azote dans les conditions déjà décrites.

1^{ers} lots. Plantes en serre.

Les teneurs en éther inférieures ou égales à 0,8 gr. par litre d'air se sont montrées nettement favorables au forçage des plantes mises en serre à l'époque considérée (décembre-janvier) Le résultat est plus indécis entre 0,8 et 2 gr. Pour les doses de 3 et 4 gr., il est impossible d'obtenir en serre le moindre réveil de l'activité végétative. A

ces dernières doses, les bourgeons apparaissent tout à fait flétris dès leur sortie des enceintes d'éthérisation. Tout indique la mort des souches ainsi traitées.

2^{es} Lots. Dosage de l'azote.

Au cours des expériences, l'azote total ne doit pas varier ; les petites différences observées sont attribuables à des caractères individuels. Dans la présentation des résultats, il est particulièrement démonstratif d'indiquer les taux de l'azote protéique et de l'azote soluble par rapport à 100 d'azote total. On peut ainsi établir un graphique sur lequel les quantités d'azote protéique se lisent en ordonnées de bas en haut, les taux d'azote soluble de haut en bas (fig. 9).

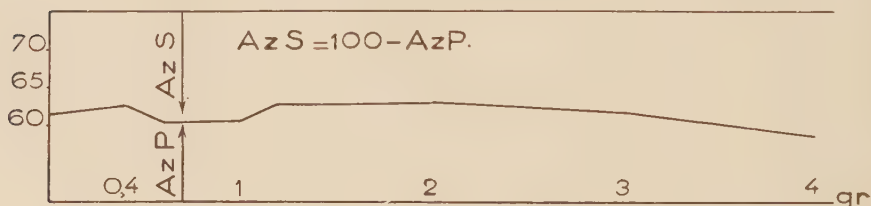


Fig. 9. — Représentation de l'azote protéique et de l'azote soluble (rapportés à 100 d'azote total) chez les bourgeons de Muguet traités par la vapeur d'éther à doses croissantes. En abscisses, quantité, en gr., d'éther par litre d'air. En ordonnées, azote protéique.

D'autre part, les variations du rapport $\frac{P}{S}$ sont représentées graphiquement par la figure ci-dessous (fig. 10) :

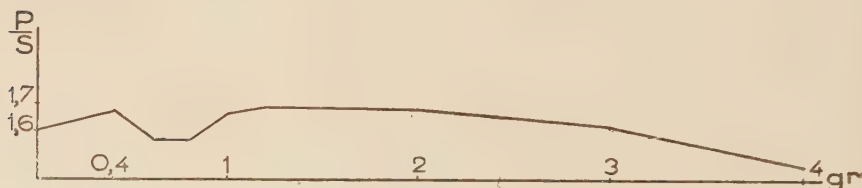


Fig. 10. — Graphique représentant les variations du rapport $\frac{P}{S}$ chez les bourgeons de Muguet traités par des doses croissantes de vapeur d'éther. Les chiffres portés en abscisses expriment, en gr., les quantités d'éther par litre d'air.

Numériquement, les différences entre $\frac{P}{S}$ avant l'éthérisation et $\frac{P'}{S'}$ après cette opération sont les suivantes (la première ligne indique la teneur en éther des enceintes de forçage en gr., par litre) :

	0,4	0,6	0,8	1	1,2	2	3	4
$\frac{P}{S} - \frac{P'}{S'}$	+0,09	-0,043	-0,039	+0,089	+0,058	+0,065	-0,028	-0,228

Les graphiques et les chiffres ci-dessus montrent, sans qu'il soit besoin d'y insister, l'indifférence des deux formes d'azote vis-à-vis du traitement à l'éther. Le dernier chiffre du tableau est seul un peu aberrant. Comme il est relatif à des tissus morts, il n'a pas à être discuté dans ce travail.

Concluons de ces quelques analyses, qu'à toutes les doses employées pour l'éthérisation, cette opération n'a aucune influence immédiate sur la teneur en azote des bourgeons de Muguet.

CHAPITRE III

ÉTUDE DU CONTINGENT GLUCIDIQUE CHEZ LE MUGUET FORCÉ

En même temps que l'étude des variations du métabolisme azoté chez le Muguet forcé, j'ai mené parallèlement des analyses de glucides :

Je me suis proposé de doser :

1^o Le sucre réducteur libre.

2^o Le saccharose.

3^o Les sucres totaux (après hydrolyse).

4^o Le lévulose total après hydrolyse.

5^o Le glucose total après hydrolyse.

La technique de préparation des liqueurs est à peu près celle suivie pour le Lilas :

1^o Le matériel est fixé par ébullition dans l'alcool à 90°, aussitôt que possible après sa récolte.

2^o Il est broyé, puis soumis à deux extractions de 20 minutes à l'alcool à 60° bouillant.

3^o Les trois liqueurs alcooliques sont réunies et distillées sous pression réduite, jusqu'à consistance sirupeuse.

4^o On reprend par l'eau tiède de façon à avoir 200 cc. de solution aqueuse.

Ce liquide est divisé en trois portions :

A. De 100 cc., destiné à l'hydrolyse totale ainsi qu'au dosage du glucose et du lévulose totaux.

B. De 40 cc., servira au dosage des sucres réducteurs libres.

C. Comprend le liquide restant (environ 35 cc.) destiné au dosage du saccharose.

Défécation.

Les portions A et B sont déféquées avec soin au sous-acétate de plomb.

On a alors deux liqueurs A' et B' qui subiront un traitement particulier.

A' étant destiné à l'hydrolyse, l'addition d'acide sulfurique dilué comme déplombant n'a pas d'inconvénients, tandis qu'un traitement aux sels de sodium entraînerait la formation d'acétate de sodium dont la présence est susceptible de gêner l'hydrolyse acide ultérieure. C'est donc l'addition d'acide que j'ai choisi.

B' au contraire doit être maintenu au voisinage de la neutralité, j'ai choisi comme déplombant sur les indications de WATTIEZ et STERNON [229] le phosphate de soude en solution saturée au tiers.

On obtient ainsi un précipité que l'on élimine rapidement par filtration, et on neutralise la liqueur avec soin.

Portion A' : 80 cc. du liquide déplombé sont dilués à 100 cc. puis divisés en deux portions *a* et *b*.

a (30 cc.), destiné à l'hydrolyse totale et à la destruction du lévulose.

b, destiné à l'hydrolyse totale et à l'évaluation du lévulose total.

Traitement de a.

30 cc. de liqueur additionnés de 7,5 cc. d'acide chlorhydrique pur sont complétés à 100 cc.

En présence d'acide chlorhydrique à 7,5% les sucres sont hydrolysés et le lévulose détruit à l'ébullition pendant 3 heures. (Réfrigérant à reflux).

Cette opération achevée, on neutralise et on dose selon BERTRAND pour obtenir le *glucose total* après hydrolyse.

Traitement de b.

Ce qui reste de liqueur A' est divisé en portions additionnées de quantités croissantes d'acide chlorhydrique pur. Les diverses portions sont ensuite maintenues à l'ébullition pendant des temps variables afin d'obtenir les quantités d'acide et les durées minima nécessaires pour l'hydrolyse totale.

Pour le Muguet, les chiffres que j'ai adoptés sont : 3% d'acide chlorhydrique maintenus à l'ébullition 20 minutes.

La liqueur hydrolysée et neutralisée est divisée en deux portions.

La première est dosée selon BERTRAND et fournit la quantité de *sucres réducteurs libérés par l'hydrolyse*.

La seconde *b'* est destinée à la destruction du glucose par le brome.

Traitement de b'.

On sait que le brome détruit le glucose en milieu neutre. 15 cc. de liquide provenant de l'hydrolyse totale sont traités par le brome pur maintenu saturant pendant 3 jours (boucher la fiole avec du coton d'amianté très tassé, puis la placer sous une cloche) à froid.

On chasse ensuite le brome par ébullition douce. On obtient une liqueur limpide que l'on dose selon BERTRAND. On a ainsi la quantité de *lévulose après hydrolyse totale*.

Portion C.

La portion C destinée à l'*hydrolyse du saccharose* n'est pas déféquée immédiatement. Elle est traitée par l'invertase et puis portée à l'étuve à 35° pendant un temps suffisant.

On sait que l'invertase ne s'arrête pas à la destruction du saccharose et l'on doit faire quelques essais pour déterminer la durée minima du traitement à 35°.

Il a été procédé comme dans le cas du Lilas à la mesure de l'indice de réduction enzymolytique. Rappelons que cet indice monte au-dessus de 610 si l'on dépasse la durée minima de l'hydrolyse et la quantité de réducteur formé augmente un peu par suite de l'action de l'invertase sur les lévulosides.

La durée minima d'action de l'invertase que j'ai fixée par cette méthode est de 5 heures.

Ce traitement achevé, on détruit la diastase par quelques instants d'ébullition. On filtre, on défèque, on élimine le plomb au phosphate de soude et on dose selon BERTRAND.

A titre d'exemple, voici le schéma d'une analyse indiquant les quantités de liquide employées et leur dilution :

200 cc. divisés en			
A 100 cc.		B 40 cc.	C 50 cc.
A. 80 cc. → 100	a)	30 cc. hydrolyse totale — lévulose	Rg.
	b)	50 → 60 Hydrolyse totale	Rt.
		→ Hydr. Tot. — glucose..	RL.
B. 40 → 50 cc.		Réducteur libre	R ₁ .
C. 50 → 60 cc.		Réducteur après inversion du saccharose	R ₂ .

Mesures polarimétriques.

Après les destructions de glucose et de lévulose, il convient de s'assurer si les oses subsistant correspondent bien à du lévulose et à du glucose seul. Les nombreux examens polarimétriques que j'ai pratiqués m'ont fait voir qu'il en était toujours ainsi. Le pouvoir rotatoire du lévulose dépend beaucoup de la température. Il a été calculé d'après la formule de JUNGFLISCH et GRIMBERT.

$$[\alpha]_D = -90^\circ \text{ à } 20^\circ\text{C}.$$

L'accord des données polarimétriques et des dosages selon BERTRAND est satisfaisant, les différences observées dépassent rarement 5%.

Le pouvoir rotatoire du glucose $[\alpha]_D = +52^\circ$ est plus stable, malheureusement, les solutions où l'on détruit le lévulose caramélisent à l'ébullition et les lectures polarimétriques au tube de 2 dm. sont rendues très difficiles. J'ai essayé la décoloration des liqueurs au noir animal, mais elle n'a donné que des résultats médiocres, la quantité de sucre retenue par adsorption étant irrégulière.

Comme contre-épreuve des méthodes employées, j'ai essayé de détruire le glucose par le brome dans la liqueur où le lévulose était détruit. Les résultats sont parfaits, aucune trace de réducteur n'a pu être décelée dans la liqueur finale.

Traitement par l'émulsine.

Les auteurs anciens indiquent que *Convallaria* ne renferme aucun ose tributaire de l'émulsine.

Sur cinq liqueurs provenant de Muguet à tous les stades de la végétation, j'ai pratiqué des essais de traitement à l'émulsine immédiatement après avoir fait agir l'invertase. Les résultats ont été négatifs, ce qui confirme les indications anciennes.

Amidon.

Quelques examens microscopiques de coupes pratiquées dans les bourgeons m'ont montré après réaction de l'iode que l'amidon ne s'y trouvait qu'en quantité très faible. Cette substance paraît être plus abondante dans la souche, mais les résultats obtenus ont été inconstants. Comme pour d'autres Monocotylédones, les glucides accumulés par *Convallaria* seraient plutôt des polymères du lévulose, ne se présentant pas à l'état figuré. Malgré cela, j'ai effectué

quelques essais en vue de savoir s'il existait réellement dans les tissus des bourgeons de l'amidon dosable.

Le résidu pulvérulent du traitement alcoolique est séché puis traité par l'eau bouillante en milieu neutre. L'amidon, s'il y en a, est transformé en empois. Cet empois est ensuite traité par l'amylase du commerce, à 35°, pendant plusieurs jours.

Ce traitement ne m'a fourni que des quantités de sucre réducteur (maltose) insignifiantes. D'ailleurs le liquide renfermant l'empois supposé ne donne avec l'iode aucune coloration franche.

Extraction par l'eau neutre à 35°.

Le résidu traité par l'eau neutre pendant trois jours, puis exprimé dans une toile donne un liquide visqueux sur lequel on peut précipiter par l'alcool à 95° une substance ayant l'aspect des matières pectiques. Une deuxième extraction par l'eau dans les mêmes conditions fournit encore une quantité appréciable de cette substance. Le précipité a été isolé, lavé à l'alcool et à l'éther, puis desséché et enfin pesé sous forme de poudre grisâtre, hygrométrique et gommeuse. L'hydrolyse de ce corps, même à l'autoclave pendant une heure et avec de fortes concentrations d'acide ne m'a jamais fourni de sucre réducteur.

Les réactions chimiques des pentoses (1) sont positives après hydrolyse. La substance une fois précipitée ne se redissout pas entièrement dans l'eau, mais laisse un faible résidu pulvérulent. Il n'est pas rare de voir les solutions aqueuses de ce produit se prendre en gelée si elles ont été conservées quelque temps.

J'ai remis à plus tard l'analyse complète de ce corps (ou de ce mélange) dont j'ai réuni quelques grammes. Je me suis contenté de faire figurer simplement dans les résultats numériques le poids de cette substance X précipitée à partir de l'extrait aqueux.

Résultats numériques des analyses.

Dans le tableau de la p. 188 la teneur en glucide est exprimée en gr. pour 100 bourgeons ou issus de bourgeons. Les dates des analyses

(1) Coloration bleue violette avec l'orcine chlorhydrique, bleue avec le β -naphтол sulfurique. Production de furfural par l'action de HCl. Les pentoses sont, on le sait, réducteurs. Il est donc étonnant que la liqueur hydrolysée ne réduise pas la liqueur de Fehling. Je ne donne ce résultat que sous réserve d'investigations ultérieures.

Variations du contingent glucidique chez le Muguet forcé.

Date	Etat de la plante	α initial	Réduc- teur libre	Sac- charose	Glucose tot. après hydrolyse	Lévulose tot. après hydrolyse	Réducteur après hydrolyse	Substance gommeuse
Glucides des plantes forcées								
12-12	Bourgeons normaux.....	— 8'	0,300	2,004	1,964	2,328	4,292	1,044
14-12	Après éthérisation.....	— 5'	0,300	1,602	1,745	1,991	3,736	1,032
18-12	Éclosion des bourgeons.....	— 12'	0,151	1,506	1,870	1,680	3,550	0,976
24-12	Plantes de 6,5 cm.....	— 29'	1,280	1,500	1,837	1,722	3,559	1,925
5-1	Plantes fleuries.....	— 13'	0,519	0,726	1,043	0,730	1,773	1,196
Glucides des plantes témoins en plein air								
3 1	Bourgeons normaux.....	— 5'	0,126	1,458	1,940	1,404	3,344	0,841
5 2	Bourgeons normaux.....	0	0,112	1,449	1,463	1,111	2,574	0,986
5 3	Bourgeons normaux.....	+ 3'	0,099	1,582	1,820	1,696	3,512	1,028
15 4	Éclosion des bourgeons.....	20'	0,622	1,148	1,523	1,424	2,947	1,290
29-4	Plantes de 11 cm.....	14'	1,030	1,185	1,590	1,175	2,765	2,360
13 5	Plantes fleuries.....	11'	1,223	1,563	2,710	1,480	4,190	3,315
Éthérisation tardive								
3-1	Bourgeons en serre froide depuis le 9-12 avant éthérisation.....	— 15'	0,202	1,454	1,640	2,092	3,732	1,260
6-1	Après éthérisation.....	— 5'	0,075	1,305	1,120	1,265	2,385	1,078

sont les mêmes que celles que j'ai indiquées au sujet de l'étude de l'azote, les prélèvements ayant été effectués en même temps. J'ai indiqué en minutes la déviation polarimétrique α observée sur les liqueurs aqueuses provenant immédiatement des extraits alcooliques. Les variations des divers glucides, sauf les glucides totaux et

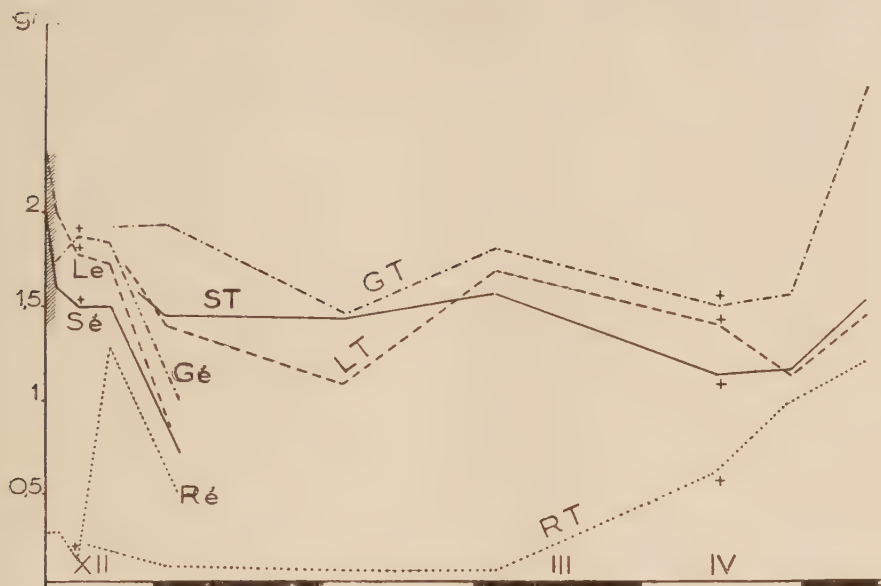


Fig. 11. — Représentation graphique des variations des glucides chez les bourgeons de Muguet forcés par l'éther et chez les témoins cultivés en plein air.

é, plantes éthérisées ; T, plantes témoin ; R, réducteur libre ; S, saccharose ; G, glucose total après hydrolyse ; L, lévulose total après hydrolyse. +, date de l'éclosion des bourgeons.

Les chiffres romains indiquent les mois de culture. La région ombrée désigne le séjour dans la vapeur d'éther.

la substance gommeuse sont représentées graphiquement sur la figure 11.

L'examen des résultats numériques et des graphiques ci-dessus montre que l'éthérisation fait subir à tous les glucides étudiés une diminution qui se constate dès la sortie des enceintes de forçage (le phénomène s'observe aussi, comme on le voit, après une éthérisation tardive, c'est-à-dire pratiquée en janvier).

Cet abaissement général se poursuit pendant le séjour des

plantes en serre jusqu'à l'éclosion des bourgeons. On observe alors un palier de courte durée sauf chez le réducteur libre dont la teneur augmente alors brusquement et considérablement. Puis une chute parallèle de tous les glucides étudiés se poursuit jusqu'à la floraison.

L'augmentation rapide en réducteur libre consécutive à l'éclosion des bourgeons est la seule manifestation véritable de l'accroissement d'un glucide quelconque au cours de l'évolution en serre du Muguet forcé. Le maximum est établi lorsque les pousses feuillées atteignent environ 6,5 cm.

Chez les bourgeons témoins, les fluctuations du taux des glucides sont peu accusées pendant l'hiver, sauf chez le réducteur libre dont la quantité, d'abord très faible, augmente à partir du 5 mars. Depuis le 15 avril, date de l'éclosion des bourgeons, jusqu'à la floraison, le réducteur libre poursuit son ascension, le glucose total augmente considérablement, le lévulose total et le saccharose varient peu, et manifestent à la fin une tendance à l'accroissement.

Si nous comparons l'évolution du contingent glucidique au cours du développement des plantes forcées aux variations des mêmes corps chez les témoins lorsqu'ils parviennent à des phases identiques de développement, nous constatons que l'éclosion des bourgeons est caractérisée, en serre comme en plein air, par des teneurs en glucides assez voisines (sauf en ce qui concerne le réducteur libre). A partir du réveil de la végétation, les phénomènes observés suivent une marche inverse. Tandis qu'en plein air, au printemps, on assiste à une élaboration des divers glucides, l'évolution en serre des plantes forcées aboutit à une diminution rapide et prononcée de ces mêmes corps. Seule, la teneur en réducteur libre, on l'a vu, subit au début un important relèvement chez les plantes éthérisées, manifestant par là une tendance (1) à évoluer comme les plantes témoins lors de leur retour à l'activité.

Constatons que la déviation polarimétrique des liqueurs initiales est constamment négative chez les plantes éthérisées, ce qui implique l'existence, dans les tissus, de principes lévogyres, soit hétérosides, soit holosides du lévulose, qui on le sait sont fréquents

(1) Je ne prétends pourtant pas que le phénomène ait dans les deux cas la même signification physiologique.

chez les Monocotylédones. Le maximum de déviation à gauche coïncide avec celui de la teneur en réducteur libre, mais sans qu'il soit possible d'établir une proportionnalité.

Chez les plantes témoins, il est curieux de constater que la déviation initiale lévogyre régresse puis change de sens pendant le mois de février pour reprendre par la suite son orientation initiale. Il serait intéressant de savoir si quelque glucide lévogyre ne disparaissait pas à cette époque, pour se reformer ensuite ; les analyses pondérales rapportées ici ne fournissent pas la moindre indication à ce sujet. Il convient de noter que la période du changement de sens de la déviation polarimétrique a coïncidé avec de fortes gelées.

Si nous rapprochons maintenant l'ensemble de ces phénomènes de ceux étudiés chez le Lilas, nous constatons que, chez les deux plantes, l'éthérisation suivie de mise en serre abaisse dans les organes analysés le taux de tous les glucides (sauf le syringoside qui nous l'avons vu, s'accroît quelque peu jusqu'à la floraison). Chez le Muguet, comme chez le Lilas, le séjour à la chaleur humide entraîne des hydrolyses et des oxydations de glucides, tandis que la faible lumière qui règne en hiver ne permet pas une assimilation compensatrice de ces pertes.

L'action immédiate de l'éther paraît consister dans un abaissement du taux des glucides. Peut-être faut-il voir là un effet de modifications respiratoires entraînées par le contact des plantes avec la vapeur d'éther. Il ne saurait s'agir de phénomènes d'hydrolyse dus à un brusque réveil de l'activité des glucidases, car s'il en était ainsi, on verrait le réducteur libre augmenter dans la mesure de la diminution des autres sucres ; or, on ne constate rien de semblable à la sortie des enceintes de forçage. C'est plutôt quelques jours après que les hydrolyses sont susceptibles de se produire. Le sucre réducteur libre, chez les rameaux de Lilas comme chez les bourgeons de Muguet, accuse alors un accroissement, surtout marqué chez ces derniers. Dans la suite du développement des plantes forcées, il faut supposer que les sucres simples résultant des hydrolyses sont, au fur et à mesure de leur libération, brûlés par les oxydations respiratoires.

En résumé, le forçage par éthérisation paraît modifier le contingent glucidique des bourgeons de Muguet dans le même sens que

celui des rameaux de Lilas ; ce sens est une *diminution rapide* du taux des matériaux glucidiques dans les tissus.

Remarque. Variations de la substance gommeuse.

Sans insister sur les variations de cette substance, notons que son taux dans les bourgeons s'abaisse chez les plantes éthérisées pour se relever ensuite. Chez les témoins, il croît lentement pendant l'hiver et se relève davantage encore jusqu'au moment de la floraison. Il prend alors des valeurs plus élevées que celles relatives aux fleurs obtenues par forçage.

Il semble donc que ce produit soit lié à l'activité de la végétation et que sa formation soit quelque peu entravée par les conditions de la culture en serre des plantes forcées.

CHAPITRE IV

INFLUENCE DU FORÇAGE SUR L'ÉVOLUTION DE DIVERSES FORMES DE PHOSPHORE CHEZ LE MUGUET [191].

Nous venons d'étudier l'influence du forçage sur le contingent glucidique des bourgeons de Muguet. Il ne semble pas que la diminution constatée sur le taux des glucides dès la sortie des enceintes d'éthérisation puisse être considérée comme le phénomène primitif déclanchant la série des processus qui aboutissent au réveil de l'activité végétative. Il s'agirait plutôt, semble-t-il, d'un phénomène secondaire résultant des conditions respiratoires créées par la vapeur d'éther mélangée à l'air.

D'autre part, on a vu que le séjour dans l'anesthésique n'influe pas immédiatement sur la teneur en azote des plantes étudiées. Il y a lieu, par conséquent, si l'on veut serrer le problème de plus près, de s'engager dans une autre voie.

Les tissus traités par l'éther, ainsi qu'il a été dit au cours de la partie historique de ce travail (p. 136) subissent des modifications dans la perméabilité de leurs cellules.

S'il est vrai, comme l'admettent HANSTEEN-CRANNER [82], RUNNSTRÖM [200], GRAFE et MAGISTRIS [74], que la membrane ectoplasmique soit constituée surtout d'un complexe lécithoprotéique, l'étude des lécithides pourrait peut-être jeter quelque clarté sur la question de l'influence de l'éther au cours du forçage. Rappelons encore l'hypothèse de TERROINE selon laquelle le phosphore lipidique, tel qu'il est extrait par la technique de KUMAGAWA serait, chez les végétaux, engagé entièrement dans la molécule de lécithide. Quelle sera donc l'évolution du phosphore des lécithides par rapport à celle des autres formes de phosphore pendant le cours du développement du Muguet forcé, étudié en comparaison avec les plantes de la même espèce cultivées en plein air ?

Pour résoudre cette question, j'ai entrepris une série de dosages sur des bourgeons de Muguet forcés exactement dans les mêmes conditions et à la même époque que lors des expériences qui viennent d'être décrites. Quant à la technique chimique des analyses, j'ai suivi à peu de chose près, celle qui a été employée par ECHEVIN [61], MICHEL-DURAND [152], PONTILLON [183], Y. COLIN [19], etc., et dont les détails ont été mis au point par ces divers auteurs. Aussi, me contenterai-je de rappeler brièvement les étapes de l'application de cette méthode :

1° Le matériel frais est divisé en menus fragments qui sont projetés dans de l'alcool à 95° bouillant ; l'ébullition est prolongée 10 minutes.

2° Le matériel est séparé de l'alcool de fixation, pulvérisé, placé dans une cartouche en cellulose, et épuisé par 100 cc. d'alcool à 95° dans l'appareil de KUMAGAWA pendant 8 heures.

Je me suis assuré qu'après cette opération, le résidu pulvérisé ne renfermait plus trace de lipides.

3° L'extrait alcoolique joint à l'alcool de fixation est évaporé dans le vide à une température inférieure à 70°, jusqu'à siccité parfaite, obtenue par le procédé LEMELAND.

4° L'extrait sec est repris par l'éther anhydre (1) en chauffant légèrement, le ballon étant surmonté d'un réfrigérant de HOPKINS, et cette opération est encore répétée deux fois en décantant chaque fois dans un matras de KJELDAHL. De plus, il a été fait deux reprises, à chaud, par le benzène pur.

Les deux extraits mélangés sont évaporés dans le matras et le résidu est minéralisé par destruction sulfo-nitrique.

5° Pour cela, le résidu sec est additionné de 25 cc. d'acide nitrique, avec précaution, en agitant le matras. On laisse reposer 24 h. en agitant de temps en temps. On ajoute alors 3,5 cc. d'acide sulfurique pur, puis le matras est placé sur la rampe à gaz et chauffé doucement jusqu'à décoloration et début de formation de fumées blanches d'anhydride sulfurique. Les auteurs ont insisté sur la nécessité d'éviter toute surchauffe.

6° Le liquide est dilué et transvasé quantitativement dans

(1) Ether sulfurique pur distillé sur le sodium.

des fioles jaugées. Le phosphore est enfin dosé par la méthode classique de COPAUX.

(J'ai utilisé pour cette dernière opération deux séries d'ampoules

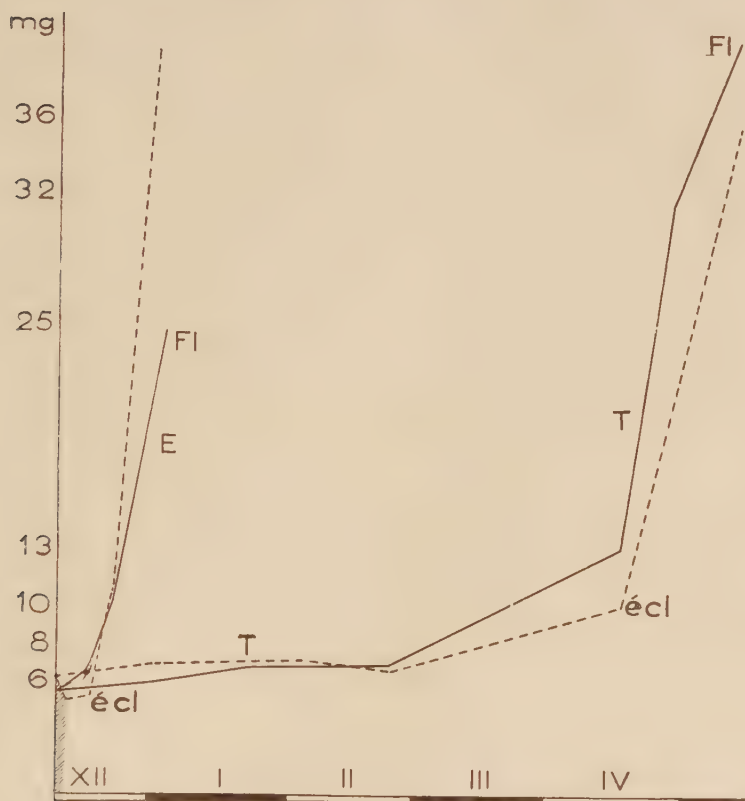


Fig. 12. — Représentation graphique des variations du phosphore lipidique (traits continus) et du phosphore résiduel (pointillés) chez le Muguet forcé par étherisation et chez les plantes témoin cultivées en plein air. Région ombrée = durée de séjour dans la vapeur d'éther. I, II... représentent les mois de culture. T, plantes témoin ; E, plantes étherisées ; Ecl, éclosion des bourgeons ; Fl, floraison.

étalonnées, les unes graduées en 1/500 cc., les autres en 1/200^e cc.). On obtient ainsi la teneur en *Phosphore lipidique* des tissus étudiés.

Cette analyse faite, on se trouve en présence de deux résidus :

a) le tissu pulvérisé renfermant des composés phosphorés insolubles, dans l'alcool bouillant ; b) le résidu de l'extraction éthérobenzénique

qui renferme des composés phosphorés extraits par l'alcool au KUMAGAWA, mais insolubles dans le mélange éther-benzène.

Les auteurs (1) mélangent ordinairement ces deux résidus et font porter les dosages de phosphore sur ce mélange. J'ai pensé qu'il pourrait être intéressant de séparer ces deux formes de phosphore dont la seconde doit être engagée dans des combinaisons physiologiquement plus mobiles que la première.

D'après cela, j'ai procédé à des dosages séparés de phosphore :

La portion *a*) renfermant le phosphore non extrait par l'alcool, l'éther et le benzène dit *Phosphore insoluble*.

La portion *b*) renfermant le phosphore soluble dans l'alcool mais non extractible par l'éther-benzine, dit *Phosphore résiduel*.

Ces deux formes de phosphore sont minéralisées comme ci-dessus, le résidu renfermant le phosphore insoluble étant traité par 7 cc. d'acide sulfurique pur (et non plus 3,5 cc.).

Enfin, il est procédé à deux séries de dosages selon COPAUX.

Variations du Phosphore chez le Muguet forcé.

DATE	ETAT DE LA PLANTE	PHOSPHORE LIPIDIQUE	PHOSPHORE RÉSIDUEL	PHOSPHORE INSOLUBLE
<i>Phosphore des plantes forcées.</i>				
		(mg.)	(mg.)	(mg.)
12-12	Bourgeons normaux.....	5,87	6,77	65,27
14-12	Après éthérisation.....	6,1	5,37	60,5
18-12	Éclosion des bourgeons....	7,52	5,75	61,50
22-12	Plantes de 4 cm.....	9,5	9,5	70,5
24-12	Plantes de 6 cm.....	10,6	11,3	70,5
5-1	Plantes fleuries.....	25,2	63,2	164
<i>Phosphore des plantes témoin en plein air</i>				
3-1	Bourgeons normaux.....	6,46	7,45	63,88
5-2	Bourgeons normaux.....	7,25	7,50	58,7
5-3	Bourgeons normaux.....	7,21	7,12	68
18-4	Éclosion des bourgeons....	13,66	10,6	76,6
30-4	Plantes de 11 cm.	32	24,3	146
14-5	Plantes fleuries.....	40,7	36	243

(1) Sauf MICHEL-DURAND [152].

Résultats expérimentaux.

Les résultats des dosages, en mg. de phosphore rapportés à 100 bourgeons (ou à 100 plantes issues de ces bourgeons) sont exprimés dans le tableau et dans les deux graphiques suivants (fig. 12 et 13) :

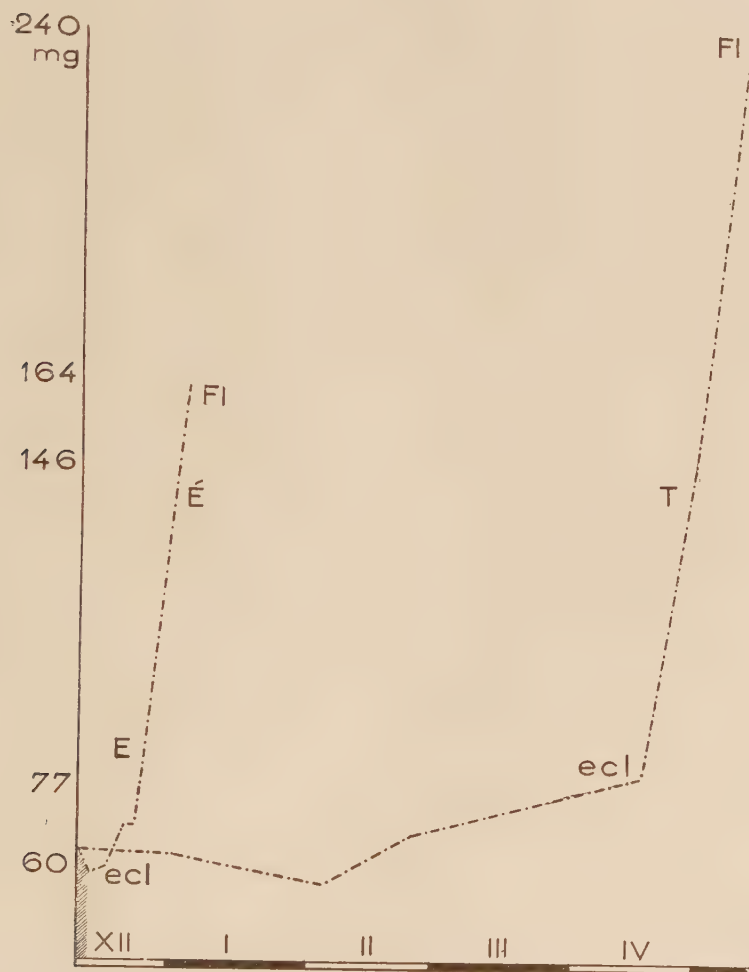


Fig. 13. — Représentation graphique des variations du phosphore insoluble (traits mixtes) chez le Muguet forcé par éthérification et chez les plantes témoins cultivées en plein air. Région ombrée, durée de séjour dans la vapeur d'éther. I, II... représentent les mois de culture. T, plantes témoins ; E, plantes éthérifiées ; Ecl., éclosion des bourgeons ; Fl, floraison.

Chez les plantes éthérisées, on constate, dès la sortie des enceintes de forçage, un léger accroissement du phosphore lipidique. Celui-ci augmente rapidement au cours du séjour en serre et acquiert à la floraison cinq fois environ sa valeur initiale. Quant aux phosphores résiduel et insoluble, ils subissent une légère baisse initiale suivie d'un relèvement qui se produit un peu avant le départ des bourgeons. Ce relèvement s'accroît très rapidement pendant la croissance des plantes éthérisées pour atteindre à la floraison sa valeur maxima.

Chez les bourgeons des plantes cultivées en plein air, nous observons une évolution analogue, quoique beaucoup plus lente, des trois formes de phosphore : montée très accusée en cours de croissance, légère baisse initiale du phosphore résiduel et du phosphore insoluble, moins importante que celle observée chez les plantes éthérisées.

Remarquons encore qu'au moment de la floraison, les témoins présentent des teneurs en phosphore lipidique et insoluble bien plus élevées que celles des plantes forcées. C'est le contraire pour ce qui concerne le phosphore résiduel. En effet, celui-ci présente, au moment de la floraison des plantes forcées, neuf fois environ sa valeur initiale, cinq fois seulement au moment de la floraison des plantes témoins. Peut-être cet excès dans la production du phosphore résiduel est-il lié à une activité respiratoire accrue par la température de la serre.

Si nous rapprochons maintenant tous ces résultats de ceux que nous a fournis l'étude du métabolisme azoté dans les mêmes conditions expérimentales, nous observons dans les variations de l'azote et du phosphore un parallélisme assez étroit : on trouve notamment chez les plantes éthérisées une accumulation prépondérante d'azote soluble au moment de la floraison ; or le phosphore résiduel, nous venons de le voir, évolue de la même manière. Dans l'ensemble, les variations relatives des différentes formes de phosphore se montrent beaucoup plus accusées que celles de l'azote, tout en portant sur des quantités absolues plus faibles.

Quant à l'influence immédiate de l'éthérisation les recherches dont on trouvera l'exposé dans les pages qui suivent, indiqueront si l'on doit tenir compte de la légère augmentation de phosphore lipidique constatée chez les bourgeons dès leur sortie des enceintes de forçage.

CHAPITRE V

INFLUENCE IMMÉDIATE DE L'ÉTHÉRISATION A DOSES CROISSANTES SUR LA TENEUR EN PHOSPHORE DES TISSUS.

Nous venons de constater que l'éthérisation paraît avoir pour conséquence immédiate une légère élévation dans la teneur en phosphore lipidique et une baisse dans celle du phosphore résiduel. Ces phénomènes sont-ils de nature fortuite, ou bien ont-ils une signification essentielle dans la question qui nous occupe ?

Pour essayer de préciser l'influence de l'éthérisation sur les trois formes de phosphore qui viennent d'être étudiées, j'ai procédé à une série d'analyses en plaçant les plantes dans les mêmes conditions que celles qui ont été décrites p. 181 à propos de l'étude de l'azote. Autrement dit, j'ai effectué des essais de forçage d'une durée de 72 heures en utilisant des concentrations croissantes :

0,8 — 1 — 1,2 — 2 — 3 — 4 gr. d'éther par litre d'air.

Les résultats de la culture en serre des plantes soumises à de tels traitements ont déjà été décrits et je me borne à les rappeler schématiquement :

DOSES : 0,4 à 0,8 favorables au forçage en décembre.

de 0,8 à 2 gr. résultats indécis ; développement arrêté
dès le début.

3 et 4 gr. doses létales.

Quant aux analyses, elles portent sur la teneur des bourgeons en phosphores lipidique, résiduel et insoluble. Les résultats obtenus, indiqués dans le tableau et représentés par le graphique (fig. 14), ont été rapportés à 100 de matière sèche, comme il est légitime de le faire, puisque cette grandeur n'est pas susceptible de variations en cours d'éthérisation.

Comme les éthérisations à forte dose ont été entreprises à une date un peu plus tardive, il a été fait usage d'un deuxième témoin dont les teneurs en phosphores ont été portées sur le graphique aux points T'. (Sur le même graphique, les teneurs en phosphore insoluble ont été réduites au 1/5^e afin d'être comprises dans les limites de la figure).

**Dosage du phosphore des bourgeons de Muguet
après éthérisation à doses croissantes.**

DOSE D'ÉTHER EN gr. par litre.	PHOSPHORE LIPIDIQUE	PHOSPHORE RÉSIDUEL	PHOSPHORE INSOLUBLE	SORT ULTÉRIEUR DES LOTS DE PLANTES CULTIVÉES EN SERRE
Témoin I.	0,0737	0,0647	0,575	Développement complet.
0,4	0,0802	0,0524	0,675	
0,6	0,0841	0,0482	0,625	
0,8	0,0838	0,0609	0,641	
1	0,0697	0,0672	0,542	Développement arrêté plus ou moins vite.
1,2	0,0328	0,0888	0,559	
Témoin II	0,0853	0,0507	0,609	Développement complet.
1,2	0,0543	0,0618	0,569	Début de développement.
2	0,0596	0,0641	0,596	Faible début de développement; mort.
3	0,0448	0,0537	0,690	mort.
4	0,00	0,044	0,771	

Les résultats sont des plus nets. L'examen de la fig. 14 est particulièrement frappant, au point que *les résultats de la culture en serre des plantes éthérisées peuvent se déduire immédiatement de l'aspect de la courbe représentant le taux du phosphore lipidique.*

Cette courbe monte, en effet, pour toutes les doses favorables, passe par un court plateau, et décroît à toutes les doses nocives.

Jusqu'à la dose de 1,2 gr., le phosphore insoluble subit les mêmes variations que celles du phosphore lipidique, tandis que le phosphore résiduel évolue en sens contraire.

Aux doses nettement toxiques, les phénomènes sont différents. La teneur des organes en phosphore insoluble augmente, les phosphores lipidique et résiduel suivent tous deux une marche décroissante. Aucun accident du graphique n'indique la mort des tissus, qu'il est d'ailleurs très difficile de déterminer par l'observation.

Ces phénomènes peuvent recevoir plusieurs explications :

1^o On peut admettre que la vapeur d'éther, aux doses faibles provoque un réveil d'activité diastasique qui se traduit notamment par une élaboration de phospholipides aux dépens des composés renfermant le phosphore résiduel. Cette hypothèse est rendue

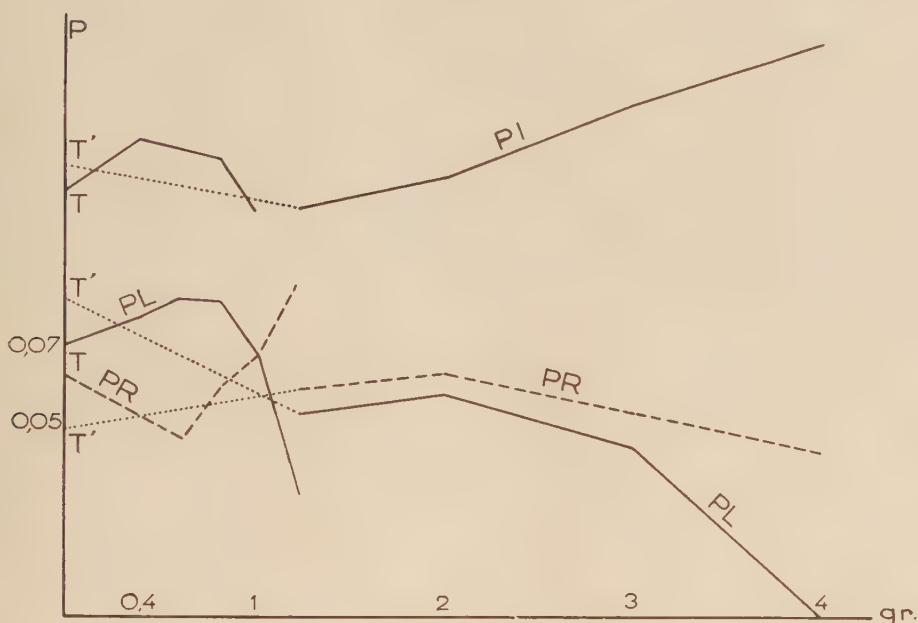


Fig. 14. — Graphique représentant les variations de la teneur en phosphore après éthérisations du Muguet à doses croissantes. En abscisses, doses d'éther en gr. par litre d'air. En ordonnées, teneurs en phosphore rapportées à la substance sèche.

PL, phosphore lipidique; PR, phosphore résiduel; PI, phosphore insoluble, T, chiffres relatifs au témoin I (début de décembre) T' chiffres relatifs au témoin II (début de janvier).

vraisemblable par le fait que PARIS [178] a mis en évidence l'activation de certaines glucidases sous l'action de vapeurs d'anesthésiques.

2^o D'autre part, ces mêmes vapeurs pourraient amener des variations de perméabilité cellulaire rendant possibles des échanges chimiques qui n'ont pas lieu au même moment chez les plantes à l'état de repos.

3° Enfin, le long contact de la plante avec les vapeurs d'éther pourrait entraîner une solubilisation des produits phosphorés non lipidiques (1), qui, normalement ne seraient pas entraînés par le mélange éther-benzène au cours des analyses : le procédé d'extraction employé serait alors en défaut. Est-il bien légitime de désigner sous le nom de phospholipides tous les composés phosphorés extraits par l'alcool et entraînés par l'éther et le benzène ?

De toute façon, si l'on rapproche ces résultats expérimentaux des précédents, on constate que la technique de forçage par les anesthésiques amorce une accélération dans la production de phosphores lipidique et insoluble que la culture en serre exagère rapidement.

Le même phénomène a lieu au printemps chez les plantes cultivées en plein air, les augmentations de ces deux formes de phosphore se produisant d'abord lentement, et antérieurement au départ des bourgeons.

(1) Il faudrait vérifier si la même augmentation de phosphore lipidique est susceptible d'avoir lieu après l'emploi d'agents de forçage qui ne soient pas, comme l'éther, des solvants des phospholipides.

CHAPITRE VI

ACTION DE LA VAPEUR D'ÉTHER SUR LES TISSUS DE MUGUET FIXÉS PAR L'ALCOOL

L'éthérisation des bourgeons de Muguet entraîne, nous venons de le voir, une augmentation dans leurs tissus de phosphores insoluble et lipidique, et un appauvrissement en phosphore résiduel. Ce phénomène est-il lié à la vie du protoplasme ou bien est-il de nature purement chimique ? Dans ce dernier cas, il doit pouvoir être constaté *in vitro*, c'est-à-dire si l'on éthérise des tissus fixés par l'alcool, séchés, pulvérisés, puis hydratés de nouveau. Ces mots indiquent, dans ses grandes lignes, la technique que j'ai suivie au cours de l'étude qui va être exposée.

Je me trouve contraint d'entrer ici dans tous les détails de la marche des expériences que j'ai pratiquées, puisqu'il s'agit ici d'une méthode spéciale.

1^{re} expérience.

Je suis parti de 23 gr.148 de bourgeons frais correspondant à un poids de matière sèche (calculé) de 5 gr.905. Ce matériel, fixé par l'alcool à 95° bouillant, a été desséché, pulvérisé, redesséché à froid sous le vide en présence de chlorure de calcium jusqu'à poids constant de 7 gr. 333. Cette masse est divisée en deux approximativement, opération difficile, la poudre étant grasse et très hygrométrique. On a ainsi deux lots.

Lot témoin T de 3 gr. 666 qui est soumis au dosage du phosphore sous ses trois formes.

Lot à éthériser E de 3 gr. 639.

Le lot E, laissé dans son flacon taré, est additionné d'eau de façon à restituer à la poudre l'hydratation de la substance vivante (1).

(1) Il ne faut pas oublier que toutes les réactions biologiques se produisent en milieu aqueux.

La teneur en eau étant d'environ 74% ; la poudre de substance est additionnée de 10,3 gr. d'eau distillée. On a ainsi une sorte de pâte. Le flacon taré rempli de cette pâte homogène est éthérisé à la dose de 0,6 gr. par litre, quantité qui, *in vivo*, s'était montré la plus favorable à la production du phénomène étudié. Le phosphore, sous ses trois formes, est dosé 72 h. après.

Résultats de dosages.

	Témoin	Ethérisé
P lipidique.....	0,55 mg.	1 mg.
P résiduel.....	3,25 mg.	3,37 mg.
P insoluble.....	15,4 mg.	14,6 mg.

Les résultats ont été ramenés pour le lot éthérisé à 3 gr. 639 de poudre desséchée.

Si l'on rapporte les résultats à 100 bourgeons, on a :

	T	E	$\frac{E}{T}$
P lipidique.	2,2 mg.	4 mg.	1,81
P résiduel.....	13 mg.	13,08 mg.	1
P insoluble.....	61,6 mg.	58,4 mg.	0,94
P total (calculé)...	76,8 mg.	75,48 mg.	

On voit que, pour le bilan du phosphore, les deux chiffres ne diffèrent que de 1,7%, approximation suffisante. Sous l'influence de l'éthérisation, la teneur en phosphore lipidique est doublée ; cette augmentation se fait aux dépens du phosphore insoluble.

2^e expérience.

Cet essai diffère du premier par un détail de technique. Pour faciliter la division en deux de la poudre sèche, le matériel a été séparé initialement de l'alcool de fixation, séché, pulvérisé, de nouveau desséché à l'exsiccateur jusqu'à poids constant. On est alors en présence d'une poudre non grasse qu'il devient facile de séparer en deux portions de même poids. C'est seulement après cette opération que l'on ajoute à chaque lot la moitié de l'alcool de fixation que l'on a réparti dans deux ballons de 100 cc. exactement jaugés.

Les résultats des dosages sont les suivants :

	Témoin	Ethérisé
Phosphore lipidique.....	0,8 mg.	1,85 mg.
Phosphore résiduel.....	2,87 mg.	2,93 mg.
Phosphore insoluble.....	14,4 mg.	13,7 mg.

Ou bien, si l'on rapporte les résultats à 100 bourgeons :

	Témoin (T)	Ethérisé (E)	Différence absolue	$\frac{E}{T}$
Phosphore lipidique	3,4	8,04	+4,64	2,36
Phosphore résiduel.	12,5	12,76	+0,36	1,20
Phosphore insoluble	62,6	59,5	-3,1	0,95
Total calculé.....	78,5	80,30		

Les deux chiffres calculés pour le phosphore total diffèrent de 2,2%, ce qui est encore une bonne approximation.

Les valeurs trouvées pour le phosphore lipidique de la poudre éthérisée représentent donc en moyenne 2,08 fois celles qui sont relatives à la poudre témoin. Le phosphore résiduel subit une variation presque nulle. La variation *relative* du phosphore insoluble est également très faible. Toutefois, comme les quantités de phosphore insoluble sont élevées, c'est aux dépens de cette dernière forme que se constitue l'accroissement de phosphore lipidique observé sur la poudre de substance éthérisée, tandis que chez la plante vivante, le phosphore lipidique paraît se constituer à partir des composés renfermant le phosphore résiduel.

Si l'on admet que le procédé décrit pour l'extraction des lipides conserve sa valeur dans le cas particulier de tissus éthérisés on est conduit à voir dans l'action de l'éther sur les phospholipides une réaction purement chimique dont l'ampleur serait limitée par l'intervention de la matière vivante.

CONCLUSIONS

Ce travail a eu pour objet l'étude du retentissement sur le métabolisme végétal d'une des techniques chimiques qui ont été décrites dans la partie historique : le forçage par éthérisation.

Les recherches concernent le métabolisme azoté, glucidique, phosphoré chez une plante ligneuse : le Lilas ; une plante à souche vivace, le Muguet.

Dans chaque cas, les analyses sont pourvues comparative-ment sur des végétaux forcés par la vapeur d'éther et sur des plantes témoins cultivées en plein air dans les conditions normales.

Les conclusions relatives aux divers chapitres ont été indiquées à la fin de chacun d'eux. Il convient de les grouper sommairement ici.

I. D'une étude comparée de l'hydratation de divers organes avant et après l'éthérisation résulte que l'éther ne saurait agir sur les tissus, en vertu de son affinité pour l'eau, en produisant une déshydratation. Cette question avait été discutée par divers auteurs, sans l'appoint de résultats expérimentaux.

II. Le régime azoté du Lilas a fait l'objet d'analyses portant sur deux années d'évolution normale en plein air. La comparaison des résultats obtenus avec ceux qui résultent de l'étude de Lilas forcés par l'éther et cultivés en serre a fourni les conclusions suivantes :

L'arrachage, puis l'éthérisation, placent immédiatement les tissus dans les conditions chimiques de la poussée végétative du printemps. La culture en serre qui suit l'éthérisation entraîne l'établissement d'un régime azoté qui ne diffère de celui qui caractérise au printemps les plantes cultivées en plein air que par un remarquable accroissement de l'azote soluble. Dans l'ensemble, le forçage ne modifie pas la nature du métabolisme azoté qui caractérise l'entrée en vie active, mais il intervient en déclanchant ce métabolisme avant la date normale, et il en accélère les diverses phases qui se succèdent alors en un temps environ sept fois moins long que le temps normal.

III. Il a été procédé sur le Lilas à une étude du contingent glucidique parallèle à celle de l'azote. Les analyses ont été limitées aux tissus des rameaux.

J'ai retrouvé dans ces organes la présence d'un hétéroside déjà connu, le syringoside, à tous les stades de la végétation, tant des plantes forcées que des témoins.

L'éthérisation intervient immédiatement en réduisant le taux de tous les glucides étudiés.

La mise en serre qui suit l'éthérisation entraîne une diminution des divers glucides surtout marquée en ce qui concerne l'amidon, tandis que le syringoside a tendance à s'accroître.

Ces phénomènes sont à rapprocher de ceux qui concernent les témoins évoluant vers la reprise de la vie active. Toutefois les plantes fleuries en serre après éthérisation ne reconstituent pas d'amidon et peu de syringoside alors que l'inverse a lieu chez les témoins parvenus au même stade.

IV. Les études suivantes s'adressent aux bourgeons de Muguet forcé dans les mêmes conditions que le Lilas. Les premières expériences ont eu pour objet de comparer les effets du forçage sur les deux plantes, en ce qui concerne le métabolisme de l'azote. A part quelques détails, on peut admettre que les conclusions d'ensemble formulées ci-dessus à propos du régime azoté du Lilas forcé peuvent être appliquées au Muguet ayant subi le même traitement.

V. La vapeur d'éther employée à des doses croissantes n'a eu aucune influence immédiate sur la teneur en azote des bourgeons de Muguet.

VI. L'évolution du contingent glucidique chez le Muguet forcé présente les particularités suivantes :

L'action immédiate de l'éther consiste dans un abaissement du taux des glucides étudiés. Il s'agit probablement d'un phénomène dû aux conditions d'anaérobiose entraînées par le séjour dans la vapeur d'anesthésique.

Au cours de la culture en serre des plantes éthérisées tous les glucides étudiés diminuent rapidement et parallèlement. Cette évolution est également à rapprocher de celle du Lilas forcé.

VII. Le Muguet forcé a été étudié sous le rapport de l'évolution de diverses formes de phosphore engagées dans les tissus.

Les variations constatées pour le phosphore sont en parallélisme assez étroit avec celles de l'azote : les plantes éthérisées accusent une accumulation prépondérante d'azote soluble au moment de la floraison ; le phosphore dit « résiduel » évolue de la même manière. Les variations relatives des diverses formes de phosphore se montrent toutefois beaucoup plus accentuées que celles de l'azote, tout en portant sur des quantités absolues très faibles.

VIII. La vapeur d'éther employée à des doses croissantes a une influence immédiate extrêmement frappante sur les diverses formes de phosphore soumises au dosage. En particulier la courbe représentative du taux de phosphore lipidique des bourgeons de Muguet après éthérisation à diverses doses permet de prévoir à l'avance le sort ultérieur en serre des plantes diversement éthérisées. Les doses d'anesthésique favorables au forçage, accroissent dans les tissus le taux du phosphore lipidique, les doses toxiques l'abaissent rapidement.

IX. Ces résultats se retrouvent lorsque l'éther agit, *in vitro*, à dose favorable, sur des tissus préalablement fixés par l'alcool. La teneur des tissus morts en phosphore lipidique double après éthérisation. L'action de l'éther pourrait, d'après cela, être de nature purement chimique.

Avant de terminer ce travail je voudrais insister plus particulièrement sur les résultats consignés dans les deux derniers chapitres et qui me paraissent de nature à jeter quelque lumière sur le mécanisme de l'action des anesthésiques employés comme agents de forçage. Ces résultats, en effet, viennent appuyer ou confirmer des hypothèses et des faits qui ont vu le jour depuis peu et qui apportent une contribution intéressante au problème qui a été traité ici.

Je fais allusion aux travaux de VEGRS qui, à la suite de son étude sur l'action de forçage du bain tiède, conclut que « l'hypothèse d'une solubilisation des lipoides comme cause initiale du forçage a quelque chance d'être fondée ».

Cette idée s'appuie sur la considération de faits observés en zoologie (RUNNSTRÖM [199] [200]). Elle permet de rapprocher le mode d'action des anesthésiques, des divers agents chimiques et du bain chaud, et aussi de comprendre les phénomènes qui, dans la

nature, introduisent progressivement l'état de repos végétatif. Si nous transposons les transformations des colloïdes plasmiques, si bien observées par RUNNSTRÖM chez les œufs d'Oursin en voie de maturation, aux phénomènes qui touchent l'arrêt de la croissance des végétaux, nous pouvons concevoir que, dans les cellules des bourgeons, le stade de repos est lié à l'apparition d'une structure colloïdale plus grossière. Là encore, la cause la plus proche de cette transformation serait à rechercher dans une modification des lipides qui deviendraient moins solubles, auraient une dispersion plus faible, précipiteraient partiellement de leurs émulsions (RUNNSTRÖM [199], p. 498 et sqq.).

Le passage à l'activité serait, comme RUNNSTRÖM a pu le montrer chez les œufs d'Oursin, lié à une élévation de la dispersion des colloïdes cellulaires. La comparaison des modifications de l'œuf produites par les excitants du développement avec les conséquences des actions de forçage chez les végétaux est autorisée par le fait que beaucoup d'agents capables de déclencher le développement de l'œuf sont connus comme agents de forçage. Des idées analogues ont été développées par HANSTEEN-CRANNER (1) [82] (p. 145). Il mentionne l'abolition de l'état de repos par le bain chaud et montre que « l'eau chaude fluidifie fortement la couche phosphatidique limitant le cytoplasme » et tout revient à savoir, dit-il, si l'état de repos cellulaire peut être amené par une consolidation colloïdale apparaissant périodiquement (ou amenée par des conditions de vie défavorables) consolidation entravant l'activité vitale de la cellule. Cet état deviendrait avec le temps spontanément réversible ou pourrait être aboli immédiatement sous l'action des techniques de forçage.

Les résultats que j'ai obtenus, bien que partiels, appuient ces manières de voir qui, à ce qu'il semble, sont susceptibles d'orienter les recherches dans une voie féconde.

(1) Cet auteur a établi la présence de phosphatides hydrosolubles dans la membrane plasmique des cellules végétales.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1. — APPLEMAN (C.O.). — *Maryland Agr. Exp. Stat. Bull.*, **183**, 1914. (Cité par DENNY [42] et par WEBER [240]).
2. — APPLEMAN (C.O.). — Biochemical and physiological study of the rest period in the tubers of *Solanum tuberosum*. *Annual Rep. Maryland Agr. Exp. Stat.*, **27**, 181-226, 1915.
3. — ARMSTRONG (H.E.). et ARMSTRONG (F.E.). — The origin of osmotic effects. II. The functions of hormones in stimulating enzymatic change in relation to narcosis and the phenomena of degenerative and regenerative change. *Proc. Roy. Soc. London.*, B **82**, 588-602, 1910.
4. — ASKENASY (E.). — Über die jährliche Periode der Knospen. *Bot. Ztg.*, **35**, 793, 817, 833, 1877.
5. — AUGEM (A.). — Les glucides des Iris. Nature, genèse et transformations. *Thèse Sciences*, Paris, 1928.
6. — AYMARD FILS (J.). — *Les anesthésiques et le forçage des plantes*. Montpellier, Hamelin, 1904.
7. — BARANETSKY (J.). — Die tägliche Periodicität im Längenwachstum der Stengel. *Mém. Ac. Imp. des Sc. de St Pétersbourg*, **27**, VII^e sér., n° 2, 91 pp., 1879.
8. — BARTEL (R.). — Ueber Thyrosinblau in Keimpflanzen. *Ber. d. deutsch. bot. Gesell.*, **20**, 454-463, 1902.
9. — BAUR (E.W.). — Johannsen. *Ber. d. deutsch. bot. Gesell.*, **66**, 169-171, 1928.
10. — BERNARD (C.). — *Leçons sur les phénomènes de la vie communs aux animaux et aux végétaux*. 1. Leçon VII^e, 251, Paris, 1879.
11. — BERTHOLD (G.). — *Untersuchungen zur Physiologie der pflanzlichen Organisation*. Bd. **2**, 1 Teil, Leipzig, 1904.
12. — BONTE (H.). — Vergleichende Permeabilitätsstudien an Pflanzenzellen. *Protoplasma*, **22**, 209-242, 1935.
13. — BORESCH (K.). — Zur Analyse der frühtreibenden Wirkung des Warmbades. *Biochem. Ztschr.*, **143**, 313-334, 1924.
14. — BORESCH (K.). — *Ibid.*, **170**, 466-496, 1926.
15. — BORESCH (K.). — Zur Biochemie der frühtreibenden Wirkung des Warmbades. III. *Biochem. Ztschr.*, **202**, 180-201, 1928.

16. — BOYSEN-JENSEN (P.). — *Die Wuchsstofftheorie*. Iena, 1935.
17. — BUTKEWITSCH (W.). — Ueber das Vorkommen proteolytisches Enzyme in gekeimten Samen und über ihre Wirkung. *Ber. d. deutsch. bot. Gesell.*, **18**, 358-364, 1900.
18. — BUTKEWITSCH (W.). — Zur Frage über die Umwandlung der Stärke in der Pflanzen und über den Nachweis der amylolytischen Enzyme. *Biochem. Ztschr.*, **10**, 314-344, 1908.
19. — COLIN (Y.). — Recherches techniques sur la séparation et le dosage des principes immédiats phosphorés des graines. Variation de ces composés au cours de la maturation et de la germination. *Thèse Sciences*, Paris, 1935.
20. — COMBES (R.). — La substance azotée, chez une plante ligneuse, au cours d'une année de végétation. *C.R. Ac. Sc.*, **184**, 533-535, 1927.
21. — COMBES (R.). — *La Vie de la cellule végétale*. I. Paris, A. Colin, 1927.
22. — COMBES (R.). — *Titres et travaux scientifiques*. 156 pp., Laval, 1931.
23. — COMBES (R.). — Contribution à l'étude biochimique du forçage des plantes ligneuses. *Rev. gén. Bot.*, **45**, 133-158, 1931.
24. — COMBES (R.). — Action du milieu extérieur sur le métabolisme végétal. I. Le métabolisme des substances azotées chez une plante ligneuse développée en atmosphère chaude et humide. *Rev. gén. Bot.*, **46**, 513-528, 1934.
25. — COMBES (R.). — *La Vie de la cellule végétale*. III. Paris, A. Colin, 1937.
26. — COMBES (R.). — *Supplément aux Titres et travaux scientifiques*. Paris, Gauthier-Villars, 1937.
27. — COMBES (R.) et PINEY (M.). — Protéolyse et protéogenèse chez les plantes ligneuses au cours de l'été et de l'automne. *C.R. Ac. Sc.*, **189**, 942-944, 1929.
28. — COVILLE (F.V.). — The influence of cold in stimulating the growth of plants. *Amer. Rep. Smithsonian Inst.*, 281-291, 1919 (1921).
29. — CUGNAC (A. de). — Recherches sur les glucides des Graminées. *Thèse Sciences*, Paris, 1930.
30. — CZAJA (A. Th.). — Wurzelwachstum, Wuchsstoff, und die Theorie der Wuchsstoffwirkung. *Ber. d. deutsch. bot. Gesell.*, **53**, 221, 1935.
31. — CZAPEK (Fr.). — Ueber die Leitungswege der organischen Baustoffe im Pflanzenkörper. *Sitzb. Akad. Wiss., Wien*, **106**, 117-170, 1897.
32. — DAGYS (J.). — Wuchsstoffe der Mikroorganismen in embryonalen Geweben und im Blutungssafte. *Protoplasma*, **24**, 14, 1935.

33. — DAGYS (J.). — Die Hefewuchsstoffe in Knospen und Blättern. *Protoplasma*, **26**, 22, 1936.
34. — DAVIS (E.E.). — Influence of thyroxin on the growth of plants. *Plant Physiol.*, **9**, 377-384, 1934.
35. — DAVIS (W.B.) et CHURCH (C.G.). — The effect of ethylene on the chemical composition and the respiration of the ripening Japanese Persimmon. *Journ. Agr. Res.*, **42**, 165-182, 1931.
36. — DELEANO (N.T.). — Ueber der Ableitung der Assimilate durch die intakten, die chloroformierten und die plasmolytierten Blattstiele der Laubblätter. *Jahrb. wiss. Bot.*, **49**, 129-286, 1911.
37. — DENIGÈS (G.), CHELLE (L.), LABAT (A.). — *Précis de chimie analytique*. I. Paris, Maloine, 1930.
38. — DENNY (F.E.). — Effect of ethylene upon respiration of Lemons. *Bot. gaz.*, **77**, 322-329, 1924.
39. — DENNY (F.E.). — Hastening the sprouting of dormant Potato tubers. *Amer. Journ. of Bot.*, **13**, 118-125, 1926.
40. — DENNY (F.E.). — Second report on the use of chemicals for hastening the sprouting of dormant Potato tubers. *Amer. Journ. of Bot.*, **13**, 386-396, 1926.
41. — DENNY (F.E.). — Effect of thiourea upon bud inhibition and apical dominance of Potato. *Bot. Gaz.*, **81**, 297-311, 1926.
42. — DENNY (F.E.). — Chemical treatments for controlling the growth of buds of plants. *Ind. and Eng. Chem.*, **20**, 578-581, 1928.
43. — DENNY (F.E.). — The importance of temperature in the use of chemicals for hastening the sprouting of dormant Potato tubers. *Amer. Journ. of Bot.*, **15**, 395-404, 1928.
44. — DENNY (F.E.). Chemical changes induced in Potato tubers by treatments that break the rest period. *Amer. Journ. of Bot.*, **16**, 326-337, 1929 ; et *Contrib. Boyce Thomps. Inst. for Plant Res.*, **2**, 131-142, 1929.
45. — DENNY (F.E.). — Shortening the rest period of *Gladiolus* by treatments with chemicals. *Amer. Journ. of Bot.*, **17**, 602-613, 1930.
46. — DENNY (F.E.). — The effect of thiocyanates upon amylase activity. I. Potato amylase. *Contrib. Boyce Thomps. Inst. for Plant Res.*, **3**, 277-285, 1931.
47. — DENNY (F.E.). — Direct versus indirect effects upon Potato amylase by chemicals which induce sprouting of dormant tubers. *Contrib. Boyce Thomps. Inst. for Plant Res.*, **4**, 53-63, 1932.
48. — DENNY (F.E.). Effect of potassium thiocyanate and ethylene chlorhydrin upon amylase activity. *Contrib. Boyce Thomps. Inst. for Plant Res.*, **5**, 441-450, 1933.

49. — DENNY (F.E.). — Effect of ethylene chlorhydrin vapours upon the chemical composition of *Gladiolus* corms. *Contrib. Boyce Thomps. Inst. for Plant Res.*, **5**, 435-440, 1933.
50. — DENNY (F.E.). — A retrial of the ethylene chlorhydrin method for hastening the germination of freshly harvested *Gladiolus* corms. *Contrib. Boyce Thomps. Inst. for Plant Res.*, **8**, 473-478, 1937.
51. — DENNY (F.E.) et MILLER (L.P.). — Effect of ethylene chlorhydrin vapours upon dormant Lilac tissues. *Contrib. Boyce Thomps. Inst. for Plant Res.*, **4**, 513, 1932.
52. — DENNY (F.E.) et MILLER (L.P.). — Hastening the germination of dormant *Gladiolus* cormels with vapours of ethylene chlorhydrin. *Contrib. Boyce Thomps. Inst. for Plant Res.*, **6**, 31-38, 1934.
53. — DENNY (F.E.) et MILLER (L.P.). — Storage temperatures and chemical treatments for shortening the rest period of small corms and cormels of *Gladiolus*. *Contrib. Boyce Inst. for Plant Res.*, **7**, 257-265, 1935.
54. — DENNY (F.E.) et MILLER (L.P.). — Further experiments on shortening the rest period of Potato tubers. *Contrib. Boyce Thomps. Inst. for Plant Res.*, **7**, 157-181, 1935.
55. — DENNY (F.E.), MILLER (L.P.) et GUTHRIE (J.D.). — Enzym activities of juices from Potatoes treated with chemicals that break the rest period. *Amer. Journ. of Bot.*, **17**, 483-509, 1930.
56. — DENNY (F.E.) et STANTON (E.N.). — Localisation of response of woody tissues to chemical treatments that break the rest period. *Amer Journ. of Bot.*, **15**, 337-344, 1928.
57. — DENNY (F.E.) et STANTON (E.N.). — Chemical treatments for shortening the rest period of pot-grown woody plants. *Amer. Journ. of Bot.*, **15**, 327-336, 1928.
58. — DOGNON (A.). — La mesure et l'action biologique des rayons X de différentes longueurs d'onde. *Thèse Médecine*, Strasbourg, 1925.
59. — DUBOIS (R.). — *Leçons de physiologie générale et comparée*. Paris, Carré et Naud, 1898.
60. — DUFRÉNOY (J.). — Emploi de l'éthylène pour provoquer la maturation des fruits tropicaux. *Rev. de Bot. appl. et d'Agr. trop.*, **9**, N° 95, 1929.
61. — ECHEVIN (R.). — L'azote, le phosphore et le soufre chez les plantes ligneuses à feuilles caduques. *Thèse Sciences*, Paris, 1921.
62. — ELFVING (F.). — Ueber die Einwirkung von Äther und Chloroform auf die Pflanzen. Extrait in *Bot. Jahresh.*, **14**, 167, 1886.
63. — ESDORN (I.). — Untersuchungen über Einwirkung von Röntgenstrahlen auf Pflanzen. *Fortschr. a. d. Gebiete d. Röntgenstr.*, **33**, 528, 1925.

64. — FISCHER (A.). — Beiträge zur Physiologie der Holzgewächse. *Jahrb. f. wiss. Bot.*, **22**, 72-160, 1891.
65. — FLORENTIN (P.) et EHRENFELD (M.). — Action de la thyroxine sur la croissance des racines d'*Allium Cepa*. *C.R. Soc. Biol.*, **118**, 1003-1005, 1935.
66. — GASZNER (G.). — Frühtreibversuche mit Blausäure. *Ber. d. deutsch. bot. Gesell.*, **43**, 132-137, 1925.
67. — GASZNER (G.). — Neue Untersuchungen über Frühtreiben mittels Blausäure. *Zellstimul. Forschg.*, **2**, 46 pp., 1926.
68. — GASZNER (G.). — Article « Ruheperioden » in *Handwörterbuch der Naturwissenschaften*. 2^e Aufl., **8**, 646-654, 1933.
69. — GASZNER (G.) et HEUER (W.). — *Praktische Anleitung zum Frühtreiben von Pflanzen mittels Blausäure*. Berlin, P. Parey, 30 pp., 1927.
70. — GASZNER (G.) et RABIEN (H.). — Vergleichende Frühtreibversuche mit Cyancalcium Präparaten. *Gartenbaum Wissenschaft*, **2**, 1-23, 1929.
71. — GOEBEL (K.). — *Pflanzenbiologische Schilderungen*. Marburg, **2**, 1893.
72. — GRAFE (V.). — Untersuchungen über das Verhalten grüner Pflanzen zu gasförmigen Formylaldehyde. *Ber. d. deutsch. Bot., Gesell.*, **29**, 19-36, 1911.
73. — GRAFE (V.) et RICHTER (O.). — Ueber den Einfluss der Narkotica auf die chemische Zusammensetzung von Pflanzen. I. Das chemische Verhalten pflanzlicher Organe in einer Acetylenatmosphäre. *Anz. kg. Akad. Wiss. Wien, Math.-nat., Kl.*, **48**, 27, 536-538, 1911.
74. — GRAFE (V.) et MAGISTRIS (H.). — Zur Chemie und Physiologie der Pflanzenphosphatide. III. Die wasserlöslichen und wasserunlöslichen Phosphatide aus *Pisum arvense unicolor*. *Biochem. Ztschr.*, **176**, 266-290, 1926.
75. — GRANDSIRE (A.). — Le chimisme des feuilles privées de chlorophylle. *Thèse Sciences*, Paris, 1926.
76. — GUÉRIN (P.). — L'action des anesthésiques, du froid, et des rayons U.V. sur certaines plantes. *Rev. Scient.*, **30**, 804-807, 1910.
77. — GUIGNARD (L.). — Influence de l'anesthésie et du gel sur le dédoublement de certains glucosides chez les plantes. *C.R. Ac. Sc.*, **140**, 91, 1909.
78. — GUTHRIE (J.D.). — Change in the glutathione content of Potato tubers treated with chemicals that break the rest period. *Contrib. Boyce Thoms. Inst. for Plant Res.*, **5**, 331-350, 1933.
79. — GUTHRIE (J.D.), et DENNY (F.E.) et MILLER (L.P.). — Effect of ethylene chlorhydrin treatments on the catalase, peroxidase, PH, and sulfhydryl content of *Gladiolus* corms. *Contrib. Boyce Thoms. Inst. for Plant Res.*, **4**, 131-140, 1932.

80. — HÄBLER (L.). — Das Kälteverfahren in der Gärtnerei. *Prometheus*, **27**, 824-827, 1 A, 1916.
81. — HABERLANDT (G.). — *Wundhormone als Erreger von Zellteilung*. Berlin, 1921.
82. — HANSTEEN-CRANNER (B.). — Zur Biochemie und Physiologie den Grenzschichten lebender Pflanzenzellen. Separat-
abdruck aus *Meldinger fra Norges Landbruks høiskole*,
2, 1922.
83. — HARVEY (E.M.). — Some effects of ethylene on the metabolism
of plants. *Bot. Gaz.*, **60**, 193-214, 1915.
84. — HAUG (E.). — *Traité de Géologie*, **2**, 2, p. 1124, Paris (3^e tir.),
1927.
85. — HECKEL (E.). — Influence des anesthésiques et du gel sur
les plantes à coumarine. *C.R. Ac. Sc.*, **149**, 829, 1909.
86. — HEMPEL (J.). — Researches into the effect of etherisation on
plant metabolism. *Det Kongelige Danske Videnskabernes
Selskabs Skrifter*. 7^e Série, Sect. Science, **6**, 215-277, 1911.
87. — HEILBRONN (A.). — Zustand des Plasmas und Reizbarkeit.
Ein Beitrag zur Physiologie der lebenden Substanz.
Jahrb. wiss. Bot., **54**, 357-390, 1914.
88. — HEILBRUNN (L.V.). — The physical effects of anaesthetics
upon living protoplasm. *Biol. Bull.*, **39**, 1920.
89. — HERBERT. — *Journ. of Econ. Entomology*. **17**, 567, 1924. (ci-
té par Denny [42]).
90. — HÉRISSEY (H.). — Quelques aperçus sur la recherche, la
caractérisation et le dosage d'hétérosides végétaux.
Journ. de Pharm. de Belgique, **12**, 1167, 1930.
91. — HILDEBRAND (Fr.). — Die Lebensdauer und Vegetationsweise
der Pflanzen, ihre Ursachen und ihre Entwicklung. *Eng-
ler's bot. Jahrb.*, **2**, 51-135, 1881.
92. — HITZER (K.). — Die Bedingungen der Blütbildung von *Stella-
ria media*. *Flora*, 309-335, 1935.
93. — HÖFLER (K.) et WEBER (Fr.). — Die Wirkung der Äthernar-
kose auf die Harnstoffpermeabilität von Pflanzenzellen.
Jahrb. wiss. Bot., **65**, 643-736, 1926.
94. — HOWARD (W.T.). — Untersuchungen über die Winterruhe-
periode der Pflanzen. *Inaug. Diss.* Halle, 1906.
95. — HOWARD (W.L.). — An experimental study of the rest period
in plants. The winter rest. *Research Bull.* N° **1**, **15**,
16, **17**, **21**, *Missouri, Agr. Expt. Stat.*, 1910 et 1915.
96. — HUGUES (E.B.). — Zur Theorie der Liesegang'schen Ringe.
Koll. Ztschr., **71**, 100-103, 1935.
97. — IRAKLIONOW (P.P.). — Ueber den Einfluss des Warmbades
auf die Atmung und Keimung der ruhenden Pflanzen.
Jahrb. wiss. Bot., **51**, 515-539, 1912.

98. — ISHIBE (O.). — The seasonal changes in starch and fat reserves of some woody plants. *Mem. Coll. of Sc. Kyoto Imper. Univ.*, Sér. B, **11**, N° 1, 53 pp., 1935.
99. — JACOBI (H.). — Beeinflussung des Wachstums morphologisch ungleichwertiger Pflanzenteile durch verschiedene Reize. *Oesterr. Bot. Ztschr.*, **75**, 29-42, 1926.
100. — JESENKO (F.). — Einige neue Verfahren, die Ruheperiode der Holzgewächse abzukürzen. I. *Ber. d. deutsch. bot. Gesell.*, **29**, (5), 273-284, 1911.
101. — JESENKO (F.). — *Ibid.* II, **30**, 81-93, 1912.
102. — JOHANNSEN (W.). — Äther und Chloroform Narkose und deren Einwirkung. *Bot. Ctbl.*, **68**, 337-338, 1896.
103. — JOHANNSEN (W.). — Studier over Planternes periodiske Lyvsyttringer. *Det Kongelige Danske Videnskabernes Selskabs Skrifter, nat.-math. afdel.*, **8**, 276-394, 1897.
104. — JOHANNSEN (W.). — *Das Äther-Verfahren beim Frühlreiben, mit besonderer Berücksichtigung der Fliedertreiberei.* Iena. Fischer, 1900 ; 2^e Aufl., 1906.
105. — JOST (L.). — Ueber Dickenwachstum und Jahrringbildung. *Bot. Zeitung*, 1891.
106. — JOST (L.). — Ueber Beziehungen zwischen Blattentwicklung und der Gefäßbildung. *Bot. Zeitung*, 1893.
107. — KARLSEN (A.). — Comparative studies on respiration. The effect of anæsthetics on the production of carbon dioxide by Wheat under aerobic and anaerobic conditions. *Amer. Journ. of Bot.*, **12**, 619-624, 1925.
108. — KARSTEN (G.). — Ueber embryonales Wachstum und seine Tagesperiode. *Ztschr. f. Bot.*, **7**, 1-34, 1915.
109. — KISCH (B.). — Aphorismen zur Liesegangschen Schichtung. *Koll.-Ztschr.*, **65**, 316-319, 1933.
110. — KLEBS (G.). — Zur Physiologie der Fortpflanzung einiger Pilze. II. *Saprolegnia mixta.* *Jahrb. wiss. Bot.*, **33**, 1899.
111. — KLEBS (G.). — Zur Physiologie der Fortpflanzung einiger Pilze. III. Allgemeine Betrachtungen. *Jahrb. wiss. Bot.*, **35**, 1900.
112. — KLEBS (G.). — Einige Ergebnisse der Fortpflanzungsphysiologie. *Ber. d. deutsch. bot. Gesell.*, **18**, 1900.
113. — KLEBS (G.). — *Willkürliche Entwicklungsänderungen bei Pflanzen.* Iena, Fischer 1903.
114. — KLEBS (G.). — Ueber die Rhythmie in der Entwicklung der Pflanzen. *Sitzber. d. Heidelb. akad. d. Wiss., Math.-Naturw. Kl.*, **23**, 84 pp. 1911.
115. — KLEBS (G.). — Ueber die periodischen Erscheinungen tropischer Pflanzen. *Biol. Ctbl.*, **32**, 257-285, 1912.
116. — KLEBS (G.). — Ueber das Verhältnis der Aussenwelt zur Entwicklung der Pflanzen. *Sitzber. d. Heidelb. Akad. d. Wiss., Math.-Naturw. Kl.*, **5**, 1913.

117. — KLEBS (G.). — Fortpflanzungsphysiologie, in *Handwörterb. d. Naturwiss.*, **4**, 276-295, 1914.
118. — KLEBS (G.). — Ueber das Treiben der einheimischen Bäume speziell der Buche. *Abh. Heidelb. Akad. d. Wiss., Math-Naturw. Kl.*, 1914.
119. — KLEBS (G.). — Ueber Wachstum und Ruhe tropischer Baumarten. *Jahrb. wiss. Bot.*, **56**, 734-792, 1915.
120. — KLEBS (G.). — Ueber das Verhältnis von Wachstum und Ruhe bei den Pflanzen. *Biol. Ctbl.*, **37**, 373-415, 1917.
121. — KNIEP (H.). — Ueber den rhythmischen Verlauf pflanzlicher Lebensvorgänge. *Die Naturwissenschaften*, **3**, 462-477, 1915.
122. — KNY (L.). — Ueber die Verdoppelung des Jahresringes. *Verh. bot. Verein, Brandenburg*, 1879.
123. — KOORDERS (S.H.). — Biologische Notiz über immergrüne und periodisch laubabwerfende Bäume in Java. *Forstl. naturw. Zeitschr.*, **7**, 357-373, 1898.
124. — KRASSINSKY (N.). — Ueber jahreszeitliche Aenderungen der Permeabilität des Protoplasmas. *Protoplasma*, **9**, 622-631, 1930.
125. — KUHNS (R.). — Die Verdoppelung des Jahresringes durch künstliche Entlaubung. *Bibl. Bot.*, **70**, 1910.
126. — KUIJPER. — Ueber den Einfluss der Temperatur auf die Atmung der höheren Pflanzen. 1910. (Cité par IRAKLIONOW [97]).
127. — KÜSTER (E.). — Ueber Zonenbildung in kolloidalen Medien. Iena, Fischer. 1913.
128. — LACASSAGNE, in *Traité de Physiologie normale et pathologique par ROGER et BINET*. I, p. 940.
129. — LAURÈN (W.). Om inverkan of eteräga på groddplantors andning. *Inaug. Diss.*, Helsingfors 1891. (Résumé in *Bot. Jahresb.*, **20**, 92-93, 1892.
130. — LAKON (G.). Die Bedingungen der Fruchtkörperbildung bei *Coprinus*. *Ann. Mycol.*, **5**, 155-176, 1907.
131. — LAKON (G.). — Die Beeinflussung der Winterruhe der Holzgewächse durch die Nährsalze. Ein neues Frühtreibverfahren. *Zeitschr. f. Bot.*, **4**, 561-582, 1912.
132. — LAKON (G.). — Ueber den rhythmischen Wechsel von Wachstum und Ruhe bei den Pflanzen. *Biol. Ctbl.*, **25**, 401-471, 1915.
133. — LAKON (G.). — Ueber die jährliche Periodizität panachierter Holzgewächse. *Ber. d. deutsch. bot. Gesell.*, **34**, 639-648, 1916.
134. — LALLEMAND (Mme S. ANCEL-). — L'action des rayons X sur le développement des végétaux. *Thèse Sciences*, Strasbourg, 1929.

135. — LECLERC DU SABLON (M.). — Recherches physiologiques sur les matières de réserve des arbres. *Rev. gén. Bot.*, **16**, 341-386, 1904.
136. — LECLERC DU SABLON (M.). — *Ibid.*, **18**, 5-82, 1906.
137. — LEFÈVRE (J.). — Quelques effets observés comme suite au traitement de graines et de boutures par diverses substances et spécialement par l'héréroauxine. *C.R.Ac. Sc.*, **205**, 1437, 1937.
138. — LEPESCHKIN (W.W.). — Light and the permeability of protoplasm. *Amer. Journ. of Bot.*, **17**, 953-970, 1930.
139. — LEPESCHKIN (W.W.). — The influence of narcotics, mechanical agents, and light upon the permeability of protoplasm. *Amer. Journ. of Bot.*, **19**, 568-580, 1932.
140. — LULLIES (Hans). — Ueber die Beeinflussung der Permeabilität von Pflanzenzellen durch Narkotica. *Pflügers Arch.*, **207**, 8-23, 1925.
141. — MAC CALLUM (W.B.). — On forcing plants. *Arizona Agr. Exp. St. Rept.*, 584-586, 1909.
142. — MAC COOL (M.M.). — The influence of etherisation on certain enzymatic activities of bulbs and tubers. *Science N.S.*, **39**, 261, 1914.
143. — MAINX (F.). — Versuche über die Beeinflussung der Mitose durch Giftstoffe. *Zool. Jahrbücher*, **41**, 553-580, 1924.
144. — MARCA (F.). — *Intern. agrartechn. Rundschau*, **7**, 1916. (Cité par WEBER [228]).
145. — MATRUCHOT (L.) et MOLLIARD (M.). — Sur l'identité des modifications de structure produites dans les cellules végétales par le gel, la plasmolyse et la fanaison. *C.R. Ac. Sc.*, **132**, 495-498, 1901.
146. — MATSUBARA (M.). — Versuche über die Entwicklungserregung der Winterknospen von *Hydrocharis Morsus-ranæ* L. *Planta*, **13**, 695-715, 1931.
147. — MAUMENÉ (A.). — *Le jardin*, 5 décembre 1901. Cité par AY-MARD [5].
148. — MAUSKAJA (S.) et SCHILINA (M.). — Der Fermentgehalt um den Baumpflanzen während der Winterruhe. *Biochem. Ztschr.*, **240**, 276-285, 1931.
149. — MAXIMOW (N.A.). — *Abrégé de Physiologie végétale*. (en russe). Moscou, 1929.
150. — MAY (L.). — Zur Theorie der periodischen Niederschläge (Liesegang'sche Ringe). *Koll. Ztschr.*, **72**, 217-221, 1935.
151. — MEUNIER (A.). — Contribution à l'étude des glucides dans quelques espèces indigènes du genre *Lathyrus*. *Thèse Sciences*, Nancy, 1933.
152. — MICHEL-DURAND (E.). — Sur le métabolisme du phosphore dans les feuilles de Gui. *C.R. Ac. Sc.*, **199**, 1653-1655, 1934.

153. — MILLER (L.P.). — The effect of treatments with ethylene chlorhydrin on the PH of the expressed juice of Potato tubers. *Contrib. Boyce Thomps. Inst. for Plant Res.*, **3**, 321-335, 1931.
154. — MILLER (L.P.). — The effect of thiocyanates upon amylase activity. II. Salivary amylase. *Contrib. Boyce Thomps. Inst. for Plant Res.*, **3**, 287-296, 1931.
155. — MILLER (L.P.). — Effect of sulphur compounds in breaking the dormancy of Potato tubers and in inducing changes in the enzyme activities of the treated tubers. *Contrib. Boyce Thomps. Inst. for Plant Res.*, **5**, 29-81, 1933.
156. — MILLER (L.P.). — Time relations in effect of ethylene chlorhydrin in increasing and of ethyl alcool in decreasing the respiration of Potato tubers. *Contrib. Boyce Thomps. Inst. for Plant Res.*, **6**, 123-128, 1934.
157. — MIRANDE (M.). — Influence exercée par certaines vapeurs sur la cyanogénèse végétale. Procédé rapide pour la recherche des plantes à acide cyanhydrique. *C.R. Ac. Sc.*, **149**, 140, 1909.
158. — MOLISCH (H.). — *Das Warmbad als Mittel zum Treiben der Pflanzen*. Iena, Fischer, 38 p., 1909.
159. — MOLISCH (H.). — Ueber ein einfaches Verfahren, Pflanzen zu treiben. Teil I und II. *Sitzb. Wiener Akad.* 1908, 1909.
160. — MOLISCH (H.). — Warmbad und Pflanzentreiberei. *Oester. Garten Ztg.*, **4**, 1 : 17-23 ; 2 : 50-59, 1909.
161. — MOLISCH (H.). — Das Treiben von Pflanzen mittels Radium. *Sitzber. kais. Akad. Wiss. Wien. Math-Naturw. Kl.*, **121**, Abt 1, 121-138, 1912.
162. — MOLISCH (H.). — Das Radium, ein Mittel zum Treiben der Pflanzen. *Die Naturwissenschaften*, **2**, 104-106, 1914.
163. — MOLISCH (H.). — Ueber das Treiben ruhender Pflanzen mit Rauch. *Sitzber. kais. Akad. Wiss. Wien. Math-Naturw. Kl.*, Abt 1, 1916.
164. — MORKOWIN (M.N.). — Recherches sur l'influence des anesthésiques sur la respiration des plantes. *Rev. gén. Bot.*, **11**, 289-303, 1899.
165. — MÜLLER-THURGAU (H.) et SCHNEIDER-ORELLI (O.). — Beiträge zur Kenntnis der Lebensvorgänge in ruhenden Pflanzenteilen I. *Flora*. **101**, 309-372, 1910.
166. — MÜLLER-THURGAU (H.) et SCHNEIDER-ORELLI (O.). — *Ibid.*, II, **104**, 387-446, 1912.
167. — MUNERATI (O.). — Trois générations de *Beta vulgaris* L., dans l'espace d'une année. *C.R. Ac. Sc.*, **184**, 111, 1927.
168. — MUNK (M.). — Bedingungen der Hexenringbildung bei Schimmelpilzen. *Ctbl. f. Bakter.* II, **32**, 353-375, 1912.
169. — NABOKISCH (A.J.). — Ueber die Wachstumsreize. Experimentelle Beiträge. *Beih. Bot. Ctbl.*, **1**, **26**, 7-149, 1910.

170. — NEWTON (W.). — The rest period of *Solanum tuberosum* in relation to available nitrogen. *Science*, **58**, 207, 1923.
171. — NIETHAMMER (A.). — Ueber die Wirkung von Photokatalatoren auf das Frühtreiben ruhender Knospen und auf die Samenkeimung. *Biochem. Ztschr.*, **158**, 278-305, 1925.
172. — NIETHAMMER (A.). — Zur Frage des Lichttreibens. *Biochem. Ztschr.*, **177**, 418-433, 1926.
173. — NIETHAMMER (A.). — Der Einfluss von Reizchemikalien auf die Samenkeimung. II. *Jahrb. wiss. Bot.*, **67**, 223-241, 1927.
174. — NIETHAMMER (A.). — Stimulationswirkungen im Pflanzenreiche. I. *Biologia generalis*, **4**, 259-290 et II, *ibid.*, 655-694, 1928.
175. — NIETHAMMER (A.). — Stimulationsprobleme in Zusammenhang mit den inneren Faktoren, die die Keimung bedingen. *Beitr. z. Biol. d. Pflanzen*, **16**, 267-349, 1928.
176. — NIETHAMMER (A.). — Kritische Studien über Ruhepausen und Alterscheinung. *Biologia generalis*, **7**, 575-590, 1931.
177. — PALLADIN (W.). — Der Einfluss der Temperatur auf die Atmung der Pflanzen. *Nachr. d. Warschau Univ.* N° 3, 1899.
178. — PARIS (R.). — Action de diverses substances organiques volatiles sur quelques glucidases « *in vivo* » et « *in vitro* » *Thèse Sciences*, Paris, 1935.
179. — PERETOLTCHIN (K.). — Die Aenderung von Reservestoffen bei unseren Bäumen in der Winterruheperiode. *Mitteil. des Petersburg. Forst. Inst.*, **11**, 3-42, 1904.
180. — PERRET (A.). — Le froid en horticulture. *Rev. Scient., Paris*. 2^e Sem., 170-174, 1907.
181. — PLANTEFOL (L.). — L'électroculture. *Rech. et Inventions*. N° 41, 66-72 ; N° 42, 79-93 ; N° 43, 112-116, 1923.
182. — POJARKOWA (A.). — Winterruhe, Reservstoffe und Kälteresistenz bei Holzpflanzen. *Ber. d. deutsch. bot. Gesell.*, **42**, 420-429, 1924.
183. — PONTILLON (C.). — Contribution à l'étude physiologique des lipides du *Sterigmatocystis nigra*. *Thèse Sciences*, Paris, 1932.
184. — POPOFF (M.). — Künstliche Parthenogenese und Zellstimulantien. *Biol. Ctbl.*, **36**, 175-191, 1916.
185. — POPOFF (M.). — *Die Zellstimulation. Ihre Anwendung in der Pflanzensüchtung und Medizin*. Berlin, P. Parey, 1931.
186. — PORTHEIM (L. von) et KÜHN (O.). — Studien über die Ruheperiode der Holzgewächse. *Anz. kg. Akad. Wiss., Wien*, **15**, 326-327, 1914 et *Oesterr. bot. Ztschr.*, **64**, 410-420, 1914.

187. - PURIEWITSCH (K.). — *Zur Frage über Verwandlung der Stärke in der Pflanzenzelle* (en russe). Kiev, 1898.
188. - QUETEL (R.). — Variations de la teneur en azote chez le Lilas au cours du forçage. *C.R. Ac. Sc.*, **196**, 1243, 1933.
189. — QUETEL (R.). — Le mécanisme du forçage des végétaux par les vapeurs d'éther comporte-t-il une déshydratation des tissus ? *C.R. Ac. Sc.*, **196**, 1629, 1933.
190. QUETEL (R.). — Variations de la teneur en azote chez le Muguet au cours du forçage. *C.R. Ac. Sc.*, **202**, 2096, 1936.
191. — QUETEL (R.). — Evolution de diverses formes de phosphore chez le Muguet forcé. *C.R. Ac. Sc.*, **204**, 885, 1937.
192. - REGEIMBAL (L.O.), VACHA (C.A.) et HARVEY (R.B.). — The effect of ethylene on the respiration of Bananas during ripening. *Plant Physiol.*, **2**, 357-359, 1927.
193. — REINHARD et SUSCHKOFF. — Beiträge zur Stärkebildung in der Pflanzen. *Beih. Bot. Ctbl.*, **18**, 133-146, 1905.
194. - REISS (P.). — Sur l'excitation des bourgeons de plantes par les rayons X. *C.R. Soc. Biol.*, **92**, 984-986, 1925.
195. — RICHTER (O.). — Ueber den Einfluss der Narkotika auf die Anatomie und die chemische Zusammensetzung von Keimlingen. *Ver. Gesell. deutsch. Naturfors und Aerzte*, **80**, 189-190, 1908.
196. RICHTER (O.). — Konzentrierte Schwefelsäure, konzentrierte Kalilauge als Treibmittel und andere Erfahrungen über Pflanzentreiberei. *Ber. d. deutsch. bot. Gesell.*, **40**, 43-52, 1922.
197. - ROSA (J.T.). — Abbreviation of the dormant period in Potato tubers. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sc.*, 180-187, 1923.
198. - ROSA (J.T.). — Shortening the rest period of Potatoes with ethylene gas. *Potato News Bull.*, **2**, 363-365, 1925.
199. — RUNNSTRÖM (J.). — Die Veränderungen der Plasmakolloide bei der Entwicklungserregung des Seeigeleies. I. *Protoplasma*, **4**, 1928.
200. — RUNNSTRÖM (J.). — Ueber die Veränderungen der Plasmakolloide bei der Entwicklungserregung der Seeigeleies. II. *Protoplasma*, **5**, 1929.
201. — SACHS (J.). — *Jahrb. wiss. Bot.*, **2**, 344, 1860 (Cité par PFEFFER in *Physiologie végétale*, trad. fr., **2** p. 8).
202. — SCHELLENBERG (H.C.). — Zur Kenntnis der Winterruhe in den Zweigen einiger Hexenbesen. *Ber. d. deutsch. bot. Gesell.*, **33**, 118-126, 1915.
203. — SCHILLING (E.). — Ein Beitrag zur Physiologie der Verholzung und des Wundreizes. *Jahrb. wiss. Bot.*, **62**, 528-562, 1923.
204. — SCHIMPER (A.F.W.). — *Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage*. Iena, Fischer, 1898.

205. — SCHMID (B.). — Ueber die Ruheperiode der Kartoffelknollen. *Ber. d. deutsch. bot. Gesell.*, **19**, 76-85, 1901.
206. — SIMON (S.). — Studien über die Periodizität der Lebensprozesse. *Jahrb. wiss. Bot.*, **54**, 1914.
207. — SNELL (K.). — Die Beschleunigung bei der Keimung der Kartoffelknolle. *Ber. d. deutsch. bot. Gesell.*, **50** a, 146-161, 1932.
208. — SOSA-BOURDOUIL (Mme C.). — Etude génétique de quelques caractères biochimiques du genre *Pisum*. *Thèse Sciences*, Paris, 1934.
209. — SOYER (B.). — *Variation de la perméabilité des cellules au cours de la végétation chez une plante ligneuse*. Paris, Gauthier-Villars, 3 pp., 1930.
210. — SPÄTH (H.L.). — *Der Johannistrieb. Ein Beitrag zur Kenntnis der Periodizität und Jahresringbildung sommergrüner Gewächse*. Berlin, P. Parey, 91 pp., 1912.
211. — STRAUSBAUGH (P.D.). — Dormancy and hardness in the Plum, *Bot. Gaz.*, **71**, 337-357, 1921.
212. — STUART (W.). — The role of anæsthetics and other agents in plant forcing. *Vermont Agr. Exp. St. Bull.*, **150**, 451-480, 1910; et *Trans. Massachusetts Hort. Soc.*, 67-87, 1909.
213. — SWARBRICK (T.). — Studies in the physiology of fruit trees. I. The seasonal starch content and cambial activity in one-to five-year-old. Apple branches. *Journ. Pom. and Hort. Sc.*, **6**, 1927.
214. — THODAY (D.). — The effects of chloroform on the respiratory exchanges of leaves. *Ann. of Bot.*, **27**, 697-717, 1913.
215. — THORNTON (N.C.). — Carbon dioxide storage. V. Breaking the dormancy of Potato tubers. *Contrib. Boyce Thomps. Inst. for Plant Res.*, **5**, 471-481, 1933.
216. — THORNTON (N.C.). — Carbon dioxide storage. VIII. Chemical changes in Potato tubers resulting from exposure to carbon dioxide. *Contrib. Boyce Thomps. Inst. for Plant Res.*, **7**, 113-118, 1935.
217. — TRAUB (H.P.). — Regional and seasonal distribution of moisture, carbohydrates, nitrogen and ash in 2-3 year portions of Apple twigs. *Univ. Minnesota Agr. Exp. Techn. Bull.*, **53**, 1927.
218. — ULRICH (R.). — Réactions des fruits aux blessures expérimentales. *Thèse Sciences*, Paris, 1936.
219. — VACHA (G.A.) et HARVEY (R.B.). — The use of ethylene, propylene and similar compounds in breaking the rest period of tubers, bulbs, cuttings, and seeds. *Plant Physiol.*, **2**, 187-192, 1927.
220. — VAN DER GOOT. — *Amer. Potato Journ.*, **4**, 74, 1927. (Cité par DENNY [40]).

221. VAN T' HOFF (J.H.). — *Vorlesungen über theoretische und physikalische Chemie*. 1901.
222. — VEGIS (A.). — Ueber das Fröhrtreiben der Winterknospen von *Hydrocharis Morsus-ranæ* L., durch hochtemperierte Wasserbäder. *Jahrb. wiss. Bot.*, **75**, 726-770, 1932.
223. — VEGIS (A.). — Premature sprouting induced by heteroauxin. *Acta Societatis biologiae Latviæ*, **7**, 87-102, 1937.
224. — VEGIS (A.) et VEGIS (B.). — Versuche über die fröhrtreibende Wirkung der Wasserbäder von 35-100° C auf die Turionen von *Stratiotes aloides* L. *Acta Horti Bot. Univ. Latviensis*, **8**, 59-100, 1935.
225. — VINTILESCO (J.). — Recherches biochimiques sur quelques sucres et glucosides. *Thèse Sciences*, Paris, 1910.
226. — VOLKENS (G.). — Ueber die Bedeutung des Kilimandscharo für den Gartenbau. *Gartenflora*, 1896.
227. — VOLKENS (G.). — *Laubfall und Lauberneuerung in den Tropen*. Berlin, Bornträger, 1912.
228. — VOLKENS (G.). — *Jahrb. wiss. Bot.*, 1915, cité dans *Cours de Botanique de BONNIER*, **2**, 2536, 1928.
229. — WATTIEZ (N.) et STERNON (F.). — *Eléments de Chimie végétale*. Paris, Masson, 1935.
230. — WEBER (Fr.). — Ueber die Abkürzung der Ruheperiode der Holzgewächse durch Verletzung der Knospenbzw. Injektion derselben mit Wasser (Verletzungsmethode) *Anz. kais. Akad. Wiss. Wien. Math-Naturw. Kl.*, **120**, 182-183, 1911.
231. — WEBER (Fr.). — Die Verletzungsmethode. Ein neues Verfahren Pflanzen zu treiben. *Oesterr. Gart. Ztg.*, **6**, 241-245, 1911.
232. — WEBER (Fr.). — Ueber das Treiben der Buche. *Ber. d. deutsch. bot. Gesell.*, **34**, 7-13, 1916.
233. — WEBER (Fr.). — Studien über die Ruheperiode der Holzgewächse. *Anz. kais. Akad. Wiss. Wien. Math-Naturw. Kl.*, **125**, 311-351, 1916.
234. — WEBER (Fr.). — Ueber ein neues Verfahren, Pflanzen zu Treiben. Acetylenmethode. *Sitzsber. kais. Akad. Wiss. Wien*, **1**, **125**, 189-216, 1916.
235. — WEBER (Fr.). — Studien über die Ruheperiode der Holzgewächse. *Anz. kais. Akad. Wiss. Wien. Math-Naturw. Kl.*, **127**, 57-91, 1918.
236. — WEBER (Fr.). — Zentrifugerversuche mit ätherisierten Spirogyren. *Biochem. Ztschr.*, **126**, 21-32, 1921.
237. — WEBER (Fr.). — Fröhrtreiben durch Quetschen. *Ber. d. deutsch. bot. Gesell.*, **40**, 149-152, 1922.
238. — WEBER (Fr.). — Reversible Viscositätserhöhung des lebenden Protoplasmas bei Narkose. *Ber. d. deutsch. bot. Gesell.*, **40**, 212-216, 1922.

239. — WEBER (Fr.). — Frühtreiben ruhender Pflanzen durch Röntgenstrahlen. *Biochem. Ztschr.*, **128**, 495-507, 1922.
 240. — WEBER (Fr.). — Ruheperiode und Frühtreiben. *Ber. d. deutsch. Bot. Gesell.*, **42**, 109-112, 1924.
 241. — WEBER (Fr.) et BERSA (E.). — Frühtreiben durch Röntgenstrahlen : Eine Reizwirkung ? *Die Umschau*, **30**, 330-331, 1926.
 242. — WEHMER (C.). — *Die Pflanzenstoffe*. 2^e éd. I, 640 pp., Iena, Fischer, 1929.
 243. — WILHELM (K.). — Die Verdoppelung des Jahresringes. *Ber. d. deutsch. bot. Gesell.*, **1**, 1883.
 244. — WOLFE (H.S.). — Effect of ethylene on the ripening of Bananas. *Bot. Gaz.*, **92**, 337-366, 1931.
 245. — WOLFF (Egb.). — Beobachtungen über die Kälteresistenz bei Holzpflanzen. *Bull. of applied Bot.*, **10**, 11-156, 1917. (En russe).
 246. — WRIGHT (H.). — Foliar periodicity of endemic and indigenous trees in Ceylon. *Ann. bot. gard. Peradeniya*, **2**, 1905.
 247. — ZALESKI (W.). — Zur Ätherwirkung auf die Stoffumwandlung in der Pflanzen. *Ber. d. deutsch. bot. Gesell.*, **18**, 292-296, 1900.
 248. — ZALESKI (W.). — Zur Frage nach die Wirkung der Reize auf die Atmung der Pflanzen. *Bull. Inst. Agr. à Novo-Alexandrie*, **15**, 1912.
 249. — ZIMMERMANN (W.A.). — Untersuchungen über die räumliche und zeitliche Verteilung des Wuchsstoffes bei Bäumen. *Ztschr. f. Bot.*, **30**, 209, 1936.
-

TABLE DES MATIÈRES

INTRODUCTION	5
PREMIÈRE PARTIE : LA PÉRIODICITÉ DE CROISSANCE CHEZ LES VÉGÉTAUX	
CHAPITRE I : Les rythmes de la croissance chez les végétaux inférieurs.....	9
CHAPITRE II : La périodicité annuelle de croissance.....	13
CHAPITRE III : La périodicité de la croissance chez les végétaux ligneux.	
a) Développement des plantes pendant la période végétative...	19
b) Facteurs modificateurs de la durée de croissance.....	21
c) Critiques.....	32
CHAPITRE IV : Les rythmes de la croissance dans les régions tropicales	
A. Acclimatation des végétaux ligneux originaires des climats tempérés dans les régions chaudes.....	35
B. Le rythme végétatif chez les plantes tropicales.....	37
C. Culture de plantes tropicales dans une serre soumise à des conditions variables.....	41
CHAPITRE V : Comparaison des arbres des régions tempérées et tropicales.	
Esquisse d'une interprétation physiologique du rythme annuel	43
DEUXIÈME PARTIE : TECHNIQUES DE FORÇAGE.....	59
A. TECHNIQUES DE FORÇAGE PAR LES AGENTS PHYSIQUES.	
CHAPITRE I : Méthodes de forçage par le froid.....	63
CHAPITRE II : Forçage obtenu par dessiccation.....	71
CHAPITRE III : Technique du bain tiède.....	73
CHAPITRE IV : Techniques de forçage utilisant l'électricité ou les radiations.....	85
CHAPITRE V : Forçage obtenu par traumatismes.....	89
B. TECHNIQUES DE FORÇAGE PAR LES AGENTS CHIMIQUES	
CHAPITRE I : Méthode de forçage par l'éther et le chloroforme.....	97
CHAPITRE II : Technique de forçage par la fumée.....	105
CHAPITRE III : Technique de forçage par les sels nutritifs...	107

CHAPITRE	IV : Techniques de forçage par trempage ou par injections de substances diverses.....	109
CHAPITRE	V : Technique de forçage par l'acétylène.....	111
CHAPITRE	VI : Techniques de forçage par l'acide cyanhydrique et les cyanures.....	115
CHAPITRE	VII : Techniques de forçage par les agents photocatalytiques.....	117
CHAPITRE	VIII : Travaux américains.....	121
CHAPITRE	IX : Technique de forçage par l'hétéro-auxine...	123
C. INFLUENCE DES TECHNIQUES DE FORÇAGE SUR LE MÉTABOLISME DES PLANTES TRAITÉES		127
TROISIÈME PARTIE : INFLUENCE DU FORÇAGE A L'ÉTHÉR SUR LE MÉTABOLISME		
A. ÉTUDE DU LILAS FORCÉ.....		137
CHAPITRE	I : Variations d'hydratation des tissus au cours du forçage à la vapeur d'éther.....	141
CHAPITRE	II : Influence du forçage à l'éther sur le métabolisme azoté du Lilas.....	145
CHAPITRE	III : Variations du contingent glucidique chez le Lilas forcé.....	157
B. ÉTUDE DU MUGUET FORCÉ.....		171
CHAPITRE	I : Le métabolisme de l'azote chez les bourgeons de Muguet forcé.....	175
CHAPITRE	II : Influence immédiate de l'éthérisation à diverses doses sur la teneur en azote des bourgeons de Muguet.....	179
CHAPITRE	III : Étude du contingent glucidique chez le Muguet forcé.....	183
CHAPITRE	IV : Influence du forçage sur l'évolution de diverses formes de phosphore chez le Muguet	193
CHAPITRE	V : Influence immédiate de l'éthérisation à doses croissantes sur la teneur en phosphore des tissus.....	199
CHAPITRE	VI : Action de la vapeur d'éther sur les tissus de Muguet fixés par l'alcool.....	203
CONCLUSIONS		207
INDEX BIBLIOGRAPHIQUE.....		211



DEUXIÈME THÈSE

PROPOSITION DONNÉE PAR LA FACULTÉ

Déterminisme et rythme des mitoses.

Vu et approuvé :

Paris, le 7 mars 1938.

Le Doyen de la Faculté des Sciences

Ch. MAURAIN

Vu et permis d'imprimer :

Le Recteur de l'Académie de Paris,

G. ROUSSY

NEMOURS. — IMPRIMERIE ANDRÉ LESOT.

IMPRIMERIE
ANDRÉ LESOT

3, rue des Pliants, 3
NEMOURS (S. & M.)

et
10, rue de l'Éperon, 10
— PARIS (VI^e) —
